

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

EFFET DE L'AUGMENTATION DE LA DENSITÉ DE LA POPULATION ET DE LA
DIMINUTION DE L'HABITAT SUR LA STRUCTURE SOCIALE CHEZ LES GIRAFES
DU NIGER (*Giraffa camelopardalis peralta*)

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
CAROLINE GROU

JUIN 2012

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

AVANT PROPOS

Je présente ce mémoire de maîtrise sous la forme d'un article scientifique, intitulé *Impact of habitat loss and increase in density on the social structure of a wild population of giraffes*, qui sera soumis pour publication. Les auteurs de cet article seront Caroline Grou et Denis Réale. Les données obtenues par divers intermédiaires ont été compilées et analysées par Caroline Grou qui a aussi effectué la recherche bibliographique et rédiger l'article en étant encadré par Denis Réale tout au long du processus.

J'aimerais remercier en premier lieu mon directeur, Denis Réale, pour la chance qu'il m'a offerte ainsi que son support et compréhension tout au long des embûches de ce projet, et nous savons qu'elles ont été nombreuses! Isabelle Ciofolo, Yvonnick Le Pendu et Jean-Patrick Suraud de m'avoir permise d'accéder à leurs données et ainsi faire ma maîtrise tel que prévu (ou presque). Ce mémoire est dédié à mes parents pour toujours avoir su m'encourager à poursuivre mes rêves et aller jusqu'au bout des choses. JP merci de m'avoir aidé à voir le bon côté des choses même quand il n'est pas évident. À tous mes amis du 2e particulièrement à Lisa. Aux membres du GRECA et mes collègues de labo pour tous leurs conseils; Cate et Leila, Sophie pour avoir partagé cette frustration/folie des réseaux et leurs logiciels, Vincent, merci pour ton soutien dans ce périple que fût nos maîtrises, et tous les autres. Un grand merci à PO pour ton aide précieuse surtout dans les derniers jours. Et finalement, Laurent, merci de m'avoir épaulé et enduré, surtout en rédaction alors que tout semblait impossible.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS.....	ii
LISTE DES FIGURES	v
LISTE DES TABLEAUX	vi
RÉSUMÉ.....	vii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
0.1 L'étude de la socialité.....	1
0.2 L'analyse des réseaux sociaux.....	2
0.2.1 Caractéristiques du réseau et de ses individus.....	4
0.3 Facteurs influençant la structure sociale.....	7
0.3.1 Facteurs écologiques	7
0.3.2 Facteurs individuels.....	8
0.4 Structure sociale chez les girafes.....	9
0.5 Choix du modèle écologique.....	10
0.5.1 Histoire de vie de la girafe.....	11
0.6 Objectifs de l'étude.....	13
CHAPITRE I	
SOCIAL NETWORKS IN A WILD POPULATION OF GIRAFFES: IMPACT OF HABITAT LOSS AND INCREASE IN DENSITY ON SOCIAL STRUCTURE.....	15
1.1 Abstract	16
1.2 Introduction	17
1.3 Methods	21
1.3.1 Group compositions.....	22
1.3.2 Defining associations.....	23
1.3.3 Social network analyses	25
1.3.4 Factors influencing associations in both networks	26
1.3.5 Global and intermediate characteristics of the networks.....	27
1.3.6 Individual characteristics issued from the networks.....	27
1.4 Results	28
1.4.1 Social network analyses	28
1.4.2 Temporal patterns.....	28

1.4.3 Factors influencing associations in both networks	30
1.4.4 Global and intermediate characteristics of the networks	34
1.4.5 Individual characteristics issued from the networks	35
1.5 Discussion	37
1.5.1 The giraffes' social structure	37
1.5.2 Changes of social structure between periods	40
1.5.3 Stability of social roles	42
CONCLUSION GÉNÉRALE	44
APPENDICE A	
CARTE DE VÉGÉTATION DE LA ZONE GIRAFE EN 1975	49
APPENDICE B	
CARTE DE VÉGÉTATION DE LA ZONE GIRAFE EN 2002	50
BIBLIOGRAPHIE	51

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
0.1 Réseau social d'une population fictive composée de 17 individus représentés par les points (nœuds) et les liens sociaux existants entre eux indiqués par les traits	5
1.1 Map of the giraffe zone in Niger, with roads, villages and the different types of vegetation present	21
1.2 Standardized association rate (solid line) and Null association rate (dashed line) in the 1996-1998 West African Giraffe population, <i>Giraffa Camelopardalis peralta</i> , with 95% jackknife estimates (dotted lines)	29
1.3 Standardized association rate (solid line) and Null association rate (dashed line) in the 2006-2009 West African Giraffe population, <i>Giraffa Camelopardalis peralta</i> , with 95% jackknife estimates (dotted lines)	29
1.4 Distribution of association indices (HWIG) for the 1996-1998 network of West African giraffes, <i>Giraffa camelopardalis peralta</i> , for females pairs, mixed sex pairs and male pairs. The first series of figures contains all individuals while the second is adults only.....	32
1.5 Distribution of association indices (HWIG) for the 2006-2009 network of West African giraffes, <i>Giraffa camelopardalis peralta</i> , for females pairs, mixed sex pairs and male pairs. The first series of figures contains all individuals while the second is adults only.....	33
A.1 Carte d'occupation des sols dans la zone girafe en 1975, tirée de Nouhou (2005)	58
A.2 Carte d'occupation des sols dans la zone girafe en 2002, tirée de Nouhou (2005)	59

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1 Observed and random coefficient of variation (CV) and p-values for the HWIG from Monte-Carlo permutation tests	28
1.2 Mean HWIG within and between gender classes (female-female, male-male and female-male) along with their standard deviations (SD) and coefficient of variation for the all individuals in 1996-1998 and 2006-2009 networks.....	30
1.3 Mean HWIG within and between gender classes (female-female, male-male and female-male) along with their standard deviations (SD) and coefficient of variation for adults only in 1996-1998 and 2006-2009 networks	34
1.4 Global network characteristics issued from both giraffe social networks, 1996-1998 and 2006-2009	35
1.5 Individual network characteristics for all individuals, females and males issued from both giraffe social networks, 1996-1998 and 2006-2009	37

RÉSUMÉ

Les girafes vivent dans un système social que l'on dit caractérisé par la fission-fusion aléatoire des groupes d'individus. Ce n'est que récemment que nous avons eu recours à l'analyse des réseaux sociaux (ARS) pour étudier les structures sociales chez ces sociétés fluides. Dans cette étude, nous utilisons l'ARS afin de déterminer si les girafes de la dernière population vivant en liberté en Afrique de l'Ouest, *Giraffa camelopardalis peralta*, s'associent de manière aléatoire et, dans le cas où il ne s'agit pas d'associations aléatoires, nous tentons de déterminer quels facteurs entrent en jeu. De plus, au cours des 20 dernières années, ces girafes ont été soumises à de nouvelles conditions sur le plan écologique: moins de pression de la part des prédateurs, augmentation de la densité des populations (des girafes ainsi qu'humaine) et diminution de leur habitat. Nous examinons donc, dans un premier temps, quelles ont été les conséquences de ces facteurs sur la structure sociale de ces ongulés en comparant les réseaux sociaux de deux périodes où les conditions différaient (1996-1998 vs 2006-2009). De plus, nous vérifions, à l'aide des caractéristiques individuelles issues de chaque réseau, si certains individus ont des positions centrales et jouent donc un rôle social dans leur réseau. Finalement, pour les individus qui se trouvaient dans les deux périodes d'étude, nous examinons si leur position au sein du réseau a changé avec le temps. Au cours de ces deux périodes, nous avons trouvé que les écarts-types des indices d'associations des deux réseaux étaient plus élevés que ceux des réseaux où les associations étaient distribuées aléatoirement. Dans les deux réseaux, le sexe des individus jouait un rôle dans l'établissement des associations; il y avait un plus grand nombre d'associations d'individus de même sexe que de sexe opposé. Contrairement à nos attentes, ce sont surtout les mâles adultes qui démontraient de fortes associations préférentielles entre eux alors que les femelles accompagnées de girafons avaient tendance à s'éviter, et ce, dans les deux réseaux. Les classes d'âge ne semblent pas affecter les forces d'association dans cette population sauf chez les femelles de classes d'âges différentes (adultes et juvéniles) dans le premier réseau, ce qui semblerait être causé par le lien mère-jeune. Ainsi, ces liens entre la mère et son girafon étaient plus forts dans le réseau de la période 1996-1998 comparé à ceux qui existaient chez les individus du réseau 2006-2009. En effet, malgré le peu de données sur l'appareillement des individus nous avons constaté une relation positive entre les forces d'association et le degré d'appareillement des individus. Toutefois, cette corrélation était plus forte dans le réseau 1996-1998. Finalement, les caractéristiques individuelles variaient très peu à l'intérieur d'un réseau laissant croire qu'aucun individu ou type d'individu n'occupe un rôle central dans cette population. De plus, nous n'avons noté aucun changement au niveau des caractéristiques des individus entre les deux réseaux ce qui nous permet de dire que les individus, même s'ils étaient plus âgés en 2006-2009, ne devenaient pas moins sociables ni qu'ils occupaient la même position. On peut conclure, que malgré leur système social fluide de fission-fusion, les girafes ne s'associent pas de façon aléatoire et qu'en dépit de l'augmentation de la population et de la diminution de l'habitat, la structure sociale observée aux deux époques montre des caractéristiques très semblables.

Mots clés : réseaux sociaux, grégarisme, disponibilité de l'habitat, densité de population, *Giraffa camelopardalis peralta*

INTRODUCTION

La structure sociale d'une population peut être définie comme le patron des interactions sociales entre membres d'une population ainsi que les relations résultantes (Kappeler et van Schaik, 2002). Cette structure sociale influence grandement la biologie et l'évolution des populations, car elle peut déterminer, entre autres, la transmission de gènes (Altmann *et al.*, 1996), d'information (McComb *et al.*, 2001), de maladies et/ou parasites (Corner, Pfeiffer et Morris, 2003 ; Cross *et al.*, 2004), l'évolution de stratégies comportementales (Croft *et al.*, 2006 ; Ohtsuki *et al.*, 2006) et la manière dont les individus exploitent leur habitat (Baird et Dill, 1996). De plus, la position sociale d'un individu peut influencer son aptitude phénotypique (Silk, Alberts et Altmann, 2003 ; McDonald, 2007), c.-à-d. sa capacité, par rapport aux autres individus d'une même population et à un moment donné, à survivre et à produire des descendants matures (Danchin, Giraldeau et Cézily, 2005). En effet, un individu possédant plusieurs associations peut être plus vulnérable lors d'épidémies (Cross *et al.*, 2004), mais il peut aussi avoir plus de chances de reproduction (Hill, 1990). La structure sociale permet aussi d'identifier des individus jouant un rôle central dans une population (Sih, Hanser et Mchugh, 2009), par exemple dans le transfert d'information (McComb *et al.*, 2001), dans la cohésion de la population (Williams et Lusseau, 2006) ou dans les changements d'activité (Lusseau, 2007). L'étude de la structure sociale est donc un atout important en écologie comportementale, car elle nous permet de mieux comprendre les causes et les conséquences de la socialité et nous procure aussi des informations cruciales pour la conservation et la gestion d'espèces (Sutherland, 1998).

0.1 L'étude de la socialité

En 1976, Hinde a proposé un cadre d'étude de la structure sociale de populations animales reposant sur les interactions entre les paires d'individus, ou dyades. Dans ce cadre, les interactions entre les individus (ce qu'ils font ensemble et comment ils le font) définissent les relations entre les membres d'une population, et le patron de ces relations définit à son tour la

structure sociale de la population (Hinde, 1976). Cependant, chez plusieurs espèces, l'observation d'interactions directes (par exemple de toilettage, de contacts agonistiques ou affiliatifs) est rare. On peut donc utiliser des indicateurs d'associations, comme la proximité spatiale (voisin le plus proche) ou l'appartenance à un même groupe, au lieu des interactions (Whitehead et Dufault, 1999). Or, en étudiant soit les interactions, soit les associations, nous pouvons définir les relations entre les individus qui vont à leur tour définir la structure sociale. Malgré ce cadre d'étude établi depuis longtemps, ce n'est que tout récemment que la puissance des ordinateurs et les avancées dans plusieurs domaines, comme les mathématiques, la physique et les sciences sociales, ont permis de mettre ce cadre en pratique afin d'étudier la structure sociale de populations animales à travers l'analyse des réseaux sociaux (Krause, Croft et James, 2007 ; Whitehead, 2008a).

0.2 L'analyse des réseaux sociaux

Grâce à l'analyse des réseaux sociaux, c'est-à-dire l'étude des populations en tant que réseau d'individus connectés par différents liens (interactions affiliatives, agonistiques ou d'associations), nous bénéficions d'un nouvel outil pour quantifier les interactions entre individus identifiables au sein d'une population donnée.

Pour construire un réseau social d'une population animale, il faut tout d'abord pouvoir observer des interactions ou des associations entre individus identifiés. Ces observations nous permettent de calculer les mesures d'interactions ou d'associations qui définissent la fréquence des associations entre dyades (Cairns et Schwager, 1987). Dans le cas d'associations d'individus par présence dans un même groupe ou par absence, les mesures les plus utilisées pour définir les relations sont des indices d'association tels que le ratio simple ou le «half-weight index» (HWI) des dyades (Cairns et Schwager, 1987 ; Ginsberg et Young, 1992 ; Whitehead et Dufault, 1999). Cependant, comment savoir si la variation des indices d'association n'est pas simplement due au hasard?

Une solution est de comparer les données à ceux de réseaux aléatoires (modèles nuls) grâce à des tests de permutations de type Monte-Carlo (Whitehead, 1997) qui permettent de

vérifier s'il existe des associations préférentielles ou d'évitement entre les individus ou si les associations entre individus sont aléatoires (Whitehead, 1999 ; Whitehead, Bejder et Ottensmeyer, 2005). Bejder *et al.* (1998) ont mis au point un test de permutations dérivé de Manly (1995) dans lequel les données d'association sont permutées aléatoirement dans la matrice groupe-par-individu tout en n'apportant aucun changement au nombre de colonnes et de rangées. Ainsi, nous savons que ces réseaux possèdent le même nombre d'individus dans chaque groupe et le même nombre de groupes dans lesquels les individus ont été observés. Toutefois, les associations y sont distribuées au hasard (Whitehead, 1999). Les tests statistiques (moyenne, écart-type et coefficient de variation des indices d'association) sont calculés à chaque étape, et les permutations sont effectuées jusqu'à ce que les valeurs des probabilités se stabilisent (Whitehead, Bejder et Ottensmeyer, 2005). On considère comme non aléatoire un réseau lorsque les tests statistiques du réseau observé sont plus extrêmes (plus élevés ou plus faibles) que 95 % des réseaux aléatoires (Whitehead, 2008a; Croft et al. 2008). Cette méthode permet d'examiner si les indices d'association observés sont significativement différents de ceux qui sont attendus dans des réseaux aléatoires. En effet, lorsqu'il y a une association préférentielle, on remarque une diminution du nombre d'individus associés. Par conséquent, la moyenne des indices d'association serait plus faible dans le réseau observé que dans les réseaux aléatoires. De plus, si certains individus s'associent de façon préférentielle ou s'évitent, alors l'écart-type (ainsi que le coefficient de variation) des indices d'association sera plus élevé que celui d'un réseau où les associations sont aléatoires (Whitehead, 2008a).

De plus, puisque la structure sociale dépend non seulement du contenu des interactions, mais aussi de leur patron temporel (Hinde, 1976), il est important de vérifier si les associations vont se maintenir dans le temps. On y parvient en évaluant le taux de la persistance des relations pendant des périodes de temps données, ce qui correspond au taux d'association décalé («*lagged association rate*») (Whitehead, 1995).

Lorsque nous sommes en présence d'un réseau non aléatoire, nous pouvons poursuivre l'analyse avec le réseau pondéré (où les indices d'association décrivent les relations existantes) ou créer un réseau binaire où des valeurs de 1 ou de 0 sont attribuées aux associations au-delà d'une valeur choisie arbitrairement (par exemple, le double de la

moyenne ou la moyenne plus l'écart-type). L'utilisation d'un réseau binaire peut aider à simplifier la structure observée, mais elle entraîne également une perte importante d'information, puisque les indices d'association décrivent des associations plus ou moins fortes entre différents individus (Lusseau et al. 2008). Peu importe la méthode utilisée, l'analyse des réseaux sociaux nous apporte des renseignements sur la structure sociale de la population entière, ainsi que des informations sur des caractéristiques propres aux individus, de même que des caractéristiques intermédiaires, dont la division de la population en sous-groupes (Croft, James et Krause, 2008 ; Whitehead, 2008a).

0.2.1 Caractéristiques du réseau et de ses individus

L'approche des réseaux basée sur des interactions interindividuelles permet d'analyser des patrons sociaux globaux et de caractériser la structure sociale, tant au niveau de la population qu'au niveau des individus (Krause, Croft et James, 2007) (voir fig.0.1 pour exemple de réseau). Les caractéristiques globales du réseau social nous renseignent sur le niveau de connexion du réseau, à savoir si les individus sont reliés entre eux par beaucoup ou peu d'individus intermédiaires et nous informent donc sur la rapidité avec laquelle les processus de transmission peuvent s'effectuer (Croft, James et Krause, 2008). La densité d'un réseau est le nombre de liens existants dans la population divisé par le nombre total de liens possible. Le diamètre du réseau correspond au plus long chemin observé dans le réseau — le chemin («*path length*» ou «*geodesic distance*») étant le nombre de liens entre deux individus, et le chemin moyen étant le nombre de liens moyens entre n'importe quelle dyade du réseau (Wey et al., 2008). Plus le chemin est court, plus les individus sont connectés entre eux. Par exemple, dans la figure 0.1, on remarque que beaucoup plus de liens sont nécessaires (chemin plus long) pour relier les individus *a* et *o* que pour relier *a* et *j*.

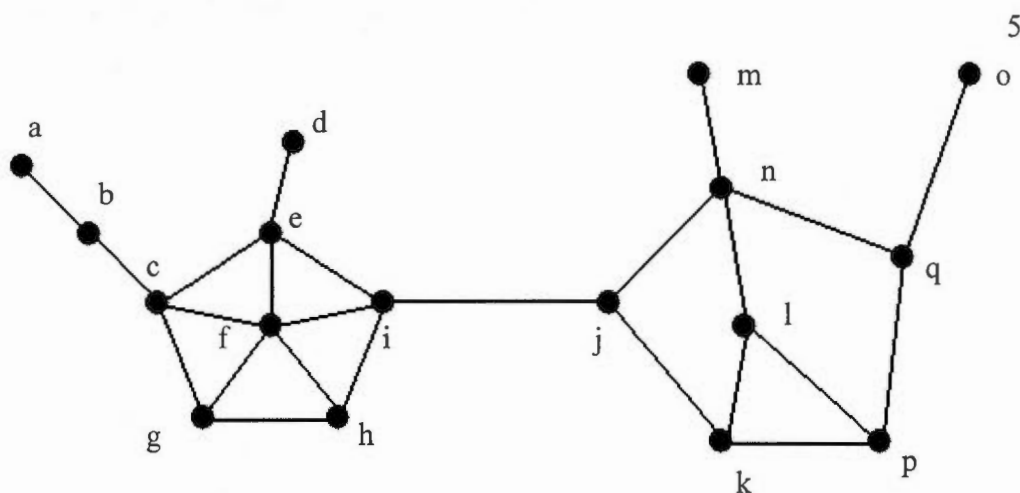


Figure 0.1 Réseau social d'une population fictive composée de 17 individus représentés par les points (nœuds), et les liens sociaux existant entre eux indiqués par les traits (tiré de Krause, Croft et James, 2007).

En plus des mesures globales de la population, nous obtenons des mesures intermédiaires telles que le coefficient de regroupement («*cluster coefficient*») moyen de la population, qui nous indique si la société est fortement agglomérée ou divisée en sous-groupes d'individus plus fortement reliés entre eux qu'au reste de la population (Croft, James et Krause, 2008). Or, comprendre la structure de ces sous-groupes est particulièrement important dans le cas où ces derniers ne sont reliés que par un ou par un petit nombre d'individus dont le retrait (décès) pourrait engendrer une fragmentation de la population. Le coefficient de modularité de Newman nous permet justement de trouver où se situent ces sous-groupes au sein du réseau (Newman, 2004). Dans la figure 0.1, la population fictive est divisée en deux sous-groupes qui sont reliés grâce au lien entre les individus *i* et *j*. L'examen de la structure des sous-groupes au sein d'une population nous permet de mieux comprendre la structure sociale, car différents niveaux de structure peuvent être observés et déterminés en tenant compte de différents facteurs.

Les caractéristiques individuelles du réseau nous permettent d'évaluer la position d'un individu dans le réseau social ainsi que sa sociabilité, c.-à-d. la tendance qu'il a à se retrouver dans un groupe (Croft, James et Krause, 2008 ; Wey *et al.*, 2008). Ces descripteurs seront

ainsi utiles pour examiner le rôle que certains individus jouent dans leur population (Lusseau et Newman, 2004). On peut calculer, entre autres choses, le degré qui est le nombre total de liens reliés à un individu, donc le nombre total d'individus avec qui l'individu focal interagit de manière non aléatoire. Dans un réseau pondéré, le degré correspond à la force («*strength*») des liens que possède chaque individu (Whitehead, 2008a). Par exemple, dans la figure 0.1 l'individu *i* possède un degré de 4, car seulement 4 individus sont directement reliés à cet individu focal. Si le réseau est pondéré, alors la force serait équivalente à la somme des forces de ces 4 liens. Nous pouvons aussi calculer le coefficient de regroupement individuel, qui nous permet d'évaluer à quel point les associés d'un individu sont reliés entre eux (Lusseau, 2007). Dans la figure 0.1, les individus du groupe à gauche sont plus fortement regroupés entre eux que le groupe de droite, donc il posséderait un plus grand coefficient de regroupement, car il existe plus de liens entre ces individus qu'avec le reste de la population. L'entregent (traduction de «*betweenness*», dans le jargon des réseaux) est une autre caractéristique individuelle grandement utilisée dans les réseaux binaires et correspond au nombre des plus courts chemins entre chaque dyade passant par l'individu en question (Freeman, 1977). Dans un réseau pondéré, l'équivalent serait la «*eigenvector centrality*», qui nous permet de déterminer à quel point un individu est connecté dans son réseau — par le nombre d'associations et par la force de ces dernières (Whitehead, 2008a). Dans la figure 0.1, les individus *i* et *j* sont ceux avec l'entregent (ou l'*eigenvector centrality*) le plus élevé, car ils permettent de relier les deux groupes entre eux.

À partir des caractéristiques individuelles du réseau, il est possible de déterminer la centralité des individus, c.-à-d. l'importance structurale d'un individu basée sur sa position dans le réseau (Freeman, 1979) et, par le fait même, d'identifier certains individus jouant possiblement un rôle clé dans la population (McComb *et al.*, 2001 ; Williams et Lusseau, 2006). Les individus ayant un entregent élevé sont généralement les individus qui relient les sous-groupes à l'intérieur d'une population (Lusseau et Newman, 2004). Ces individus peuvent alors jouer un rôle central dans le réseau, car ils permettent la circulation d'information d'un groupe à l'autre (Lusseau et Newman, 2004). Par exemple, en observant la figure 0.1, on remarque que l'individu *f* possède le degré le plus élevé, car il est directement lié à cinq individus. Toutefois, les individus *i* et *j*, qui ont un degré de quatre et

trois respectivement, détiennent les valeurs d'entregent les plus élevées, car le lien existant entre eux permet de relier les deux sous-groupes présents dans la population. Ces individus semblent donc jouer un rôle important dans cette : ils permettent la circulation d'information entre les deux sous-groupes, qui pourraient se retrouver isolés l'un de l'autre sans la présence de ce lien. Ainsi, on peut évaluer le rôle des individus en regardant la structure des sous-groupes, mais aussi grâce aux caractéristiques individuelles issues du réseau social. Plus un individu est central dans le réseau, plus il a de chances d'être en quelque sorte essentiel au maintien du réseau, mais surtout à la transmission d'information, de traditions, de nouveauté, de gènes ou de maladies. L'ensemble de toutes ces caractéristiques nous renseigne grandement sur la connectivité et la cohésion de notre population et nous permet de caractériser la structure sociale observée.

0.3 Facteurs influençant la structure sociale

Si nous voulons bien interpréter le réseau social observé et ses caractéristiques, il est essentiel d'examiner les facteurs qui peuvent avoir une incidence sur cette structure sociale.

0.3.1 Facteurs écologiques

Des modifications apportées à la structure sociale des populations peuvent être engendrées par des facteurs écologiques. Par exemple, la saison peut affecter l'abondance des ressources (donc la compétition), ainsi que la probabilité que des individus se retrouvent ensemble au même endroit — et aient donc la possibilité de s'associer. Avec la diminution des ressources survenant à la saison sèche, on a remarqué que, chez les éléphants, la cohésion des groupes diminuait (Wittemyer, Douglas-Hamilton et Getz, 2005; Vance, Archie et Moss, 2008). Ce phénomène a aussi été observé chez la hyène tachetée, *Crocuta crocuta*, (Smith *et al.*, 2008). De plus, la saison pourrait influencer le réseau social en affectant la taille des groupes : pendant la saison sèche, les ressources diminuent; par conséquent, la taille des groupes peut aussi diminuer. Cela a été observé chez les girafes d'Afrique de l'Ouest (Le Pendu, Ciofolo et

Gosser, 2000), entre autres. Finalement, l'habitat où se trouvent les animaux peut aussi influencer la structure du réseau, car les individus qui préfèrent un type d'habitat ont moins de chances d'interagir avec des individus ayant une préférence pour un autre type d'habitat ou de la fidélité à un site particulier (Wolf *et al.* 2007).

Tous ces facteurs ont une incidence variable sur le réseau social d'une population. Une étude sur une population de lions de mer des Galápagos (*Zalophus wolfebaeki*) a montré que leur système social pouvait se diviser en trois niveaux de structure sociale : population, sous-groupes et cliques (Wolf *et al.*, 2007). Alors que le sexe et l'âge déterminaient les associations de la population globale, la structure des sous-groupes était plutôt définie par la fidélité aux sites de certains individus. Cependant, aucun de ces facteurs ne pouvait prédire la structure des cliques pouvant être engendrées par des préférences individuelles ou par apparemment génétique. Wolf et Trillmich (2008) ont montré que, dans cette population de lions de mer, les associations entre individus génétiquement rapprochés étaient plus fortes que les associations entre individus non apparentés. C'est ce phénomène qui expliquerait la division des cliques.

0.3.2 Facteurs individuels

Par homophilie («*assortative mixing*»), on entend la tendance de certains individus à s'associer à d'autres individus qui leur ressemblent, ce qui crée des sous-groupes d'individus semblables (Newman, 2002). Le cas des lions de mer apparentés que l'on vient de voir en constitue un bel exemple. De plus, chez plusieurs espèces, nous remarquons que des facteurs liés notamment à l'âge et au sexe de l'animal influencent les associations entre dyades (par exemple, les grands dauphins, *Tursiops spp.* (Lusseau et Newman, 2004); les lions de mer des Galápagos, *Zalophus wolfebaeki* (Wolf *et al.*, 2007); l'hyperoodon arctique, *Physeter macrocephalus* (Gowans, Whitehead et Hooker, 2001)).

Des études récentes ont montré qu'un réseau social peut aussi être fortement influencé par des différences de tempérament au sein d'une population (Pike *et al.*, 2008). Le tempérament (ou personnalité) correspond aux différences comportementales individuelles

qui se maintiennent dans le temps et dans diverses situations (Réale *et al.*, 2007). La témérité d'un animal (qui pousse celui-ci à explorer son territoire), son degré d'activité, sa hardiesse, son agressivité et sa sociabilité sont tous des traits liés au tempérament (Réale *et al.*, 2007). Après avoir observé plusieurs réseaux, dont ceux de sociétés humaines, les chercheurs ont relevé que les individus sociables s'associent avec des individus sociables, permettant ainsi un transfert rapide de l'information. (Newman, 2003). Le même phénomène a aussi été noté chez certaines espèces animales (voir, par exemple, Croft *et al.* 2005). On peut aussi considérer comme un trait de personnalité le niveau de peur qu'un individu éprouve à l'égard des humains. Ce niveau est mesuré à partir de la distance de fuite des individus. Cet indice nous indique le degré de susceptibilité aux perturbations humaines (Carrete et Tella, 2010; Lefebvre-Auger, Grou, Réale Unpublished data), qui pourrait avoir une répercussion sur la structure sociale. En effet, des individus très peureux pourraient avoir tendance à se regrouper entre eux en essayant d'éviter les endroits fréquentés par les humains, alors que les moins peureux seraient moins limités dans leurs déplacements. Ainsi, plusieurs facteurs risquent d'avoir une incidence sur la structure sociale des animaux, et ces facteurs se manifestent à différents niveaux ainsi que de manière distincte, selon l'espèce étudiée.

0.4 Structure sociale des girafes

L'analyse des réseaux sociaux est considérée comme un outil très utile pour l'étude des sociétés humaines (Wasserman et Faust, 1994). On recourt de plus en plus à cette approche en écologie comportementale, car elle présente un grand potentiel pour l'étude du comportement social (Krause, Croft et James, 2007). En effet, grâce à l'utilisation de données relationnelles, il est possible d'obtenir des informations pertinentes sur la structure sociale que d'autres méthodes d'analyse ne peuvent fournir. Par exemple, l'analyse des réseaux sociaux d'une population de zèbres de Grévy (*Equus grevyi*) a révélé que les individus étaient très sélectifs dans leur choix d'association; par conséquent, ils formaient des cliques stables (Sundaresan *et al.*, 2007), alors qu'auparavant on associait cette espèce à une structure sociale fluide et aléatoire (Wittenberger, 1981). De plus, cette étude a permis d'exposer des structures sociales différentes, qui résultent d'environnements différents, entre les zèbres de

Grévy et les onagres (*Equus hemionus khur*). Jusque-là, on croyait que leurs structures sociales étaient très similaires (Sundaresan *et al.*, 2007).

Par le passé, on croyait que les girafes avaient le même type de structure sociale aléatoire que les zèbres de Grévy (Wittenberger, 1981). On estimait que les girafes s'associaient de manière aléatoire selon une structure très fluide de fission-fusion (où les groupes sont défaits et reconstitués constamment) (Dagg et Foster, 1976 ; Le Pendu, Ciofolo et Gosser, 2000 ; Van Der Jeugd et Prins, 2000). Cependant, il semble que, tout comme les zèbres de Grévy, les girafes possèdent une structure sociale beaucoup plus complexe qu'on ne le pensait auparavant (Pratt et Anderson, 1982 ; Tarou, Bashaw et Maple, 2000). Une étude basée sur une approche individuelle des girafes en captivité a montré que les dyades mère-fille formaient des associations très fortes menant à une organisation sociale de la population qui se maintenait dans le temps (Bashaw *et al.*, 2007). Il est donc intéressant de vérifier avec cette nouvelle méthode si les girafes à l'état sauvage entretiennent aussi des relations spécifiques et de cerner les facteurs qui déterminent ces préférences.

0.5 Choix du modèle écologique

Plusieurs raisons nous incitent à croire que les girafes du Niger constituent un modèle idéal pour notre étude. En premier lieu, comme nous l'avons mentionné précédemment, on croyait que leurs associations sociales étaient aléatoires, mais peut-être que la méthode d'analyse utilisée alors ne permettait pas de déterminer la structure subtile de cette société. L'analyse des réseaux sociaux constituerait un moyen d'y parvenir. De plus, il s'agit d'une population relativement petite, qui ne subit pas de prédation et dans laquelle les individus repérés peuvent être facilement identifiés grâce à leur pelage à patron unique (Dagg et Foster, 1976 ; Suraud et Dovi, 2006). On procède chaque année, depuis 2005, à un recensement de la population des girafes. Celles-ci sont alors dénombrées et photographiées de chaque profil (gauche et droit), et on note leurs attributs (classe d'âge, sexe, gestation, cicatrices, etc.). Un catalogue d'identification est ensuite produit. Afin de réduire au minimum l'effet de notre présence sur la population animale, nous faisons ces observations en restant assez loin de la population animale. Il convient de mentionner que la girafe du Niger est considérée comme

une sous-espèce menacée, car son habitat naturel est constamment amputé, et la population compte moins de 250 individus. C'est à ce titre que cette population figure actuellement sur la liste rouge de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN, 2008). Les résultats de cette étude pourraient être très utiles aux nombreux organismes qui veillent à la conservation et assurent la gestion de cette population menacée et de son habitat.

Ces dernières girafes de l'Afrique de l'Ouest vivent dans un milieu naturel non protégé (appelé Zone girafe), à une soixantaine de kilomètres au sud-est de Niamey, la capitale du Niger (Ciofolo, 1995). Aujourd'hui, on ne signale qu'un seul prédateur de la girafe dans cette zone d'environ 876 km² (Nouhou, 2005) : l'humain. La Zone girafe du Niger est parsemée de nombreux villages, permanents ou saisonniers (utilisés seulement au moment des récoltes), et est traversée par une seule route principale. Les girafes vivent donc en contact constant avec les humains et partagent leur habitat avec les troupeaux domestiques (Ciofolo, 1995). En 1996, la population sauvage de girafes du Niger ne comptait qu'une cinquantaine d'individus, alors qu'en 2006 la population avait augmenté et comprenait désormais 144 individus. Cette croissance résulte en partie de l'interdiction de chasser les girafes mise en application par le gouvernement nigérien (le braconnage mérite désormais une peine d'emprisonnement), mais surtout par l'application de programmes de conservation — dont le projet d'utilisation des ressources naturelles de Kouré et du Dallol Bosso Nord (PURNKO) en 1995, qui assure un suivi de la population —, ainsi que plusieurs programmes sociaux (micro-crédits ou formation de guides, par exemple) visant à améliorer la condition des habitants de la Zone girafe afin de protéger les girafes et leur habitat.

0.5.1 Histoire de vie de la girafe

Une girafe vit généralement de 20 à 25 ans à l'état sauvage et jusqu'à 30 ans en captivité (Dagg et Foster, 1972). Les femelles et les mâles deviennent sexuellement matures vers l'âge de 4 ans. Il n'y a pas de périodes précises d'accouplement, et les femelles sont en oestrus 1 journée sur 15 environ (Dagg et Foster, 1976). Les mâles adultes semblent plutôt être des individus solitaires se promenant d'un troupeau à l'autre à la recherche de femelles en chaleur (Dagg et Foster, 1976 ; Le Pendu, Ciofolo et Gosser, 2000 ; Bercovitch, Bashaw et Del

Castillo, 2006 ; Bashaw *et al.*, 2007). Lorsqu'un mâle trouve une femelle réceptive (à la suite d'un test d'urine) (Flehmen), il reste avec cette dernière jusqu'à l'accouplement, repoussant les autres prétendants adultes. Pour ce qui est de la délimitation et de la protection d'un espace particulier, les mâles ne sont pas territoriaux; mais, s'il faut établir une dominance, celle-ci résulte d'un combat de cous (interaction agonistique observée uniquement chez les mâles). Si on observe des combats de cous entre les juvéniles, ce genre d'interactions est plus rare chez les adultes, et les femelles ne semblent pas faire preuve d'agressivité entre elles. La période de gestation des girafes est d'environ 15 mois, et les juvéniles restent généralement avec leur mère ou dans des groupes voisins pendant les premiers mois de leur vie. Toutefois, ce laps de temps varie énormément entre les populations de girafes, allant de 6 semaines (Dagg et Foster, 1972) à 17 mois (Leuthold, 1979). Dans plusieurs populations, on observe une ségrégation spatiale selon le sexe; les mâles se retrouvent dans les milieux plus denses en végétation (plus riches) plutôt que dans les milieux ouverts, où il y a plus de femelles et de jeunes (Young et Isbell, 1991 ; Ginnett et Demment, 1999 ; Caister, Shields et Gosser, 2003). En outre, on a observé dans certaines populations de girafes la formation de crèches où sont rassemblés, en milieu ouvert, les jeunes accompagnés ou non d'une ou de quelques femelles adultes (Leuthold, 1979; Pratt et Anderson, 1985).

Les girafes du Niger effectuent une migration saisonnière à l'intérieur de la Zone girafe; en novembre, elles se déplacent vers le Dallol Bosso, où elles passent la saison sèche. Cette saison va du mois de décembre au mois d'avril (Le Pendu et Ciofolo, 1999). Quel que soit le moment de l'année, dans le Dallol Bosso, un ancien lit de rivière, on trouve toujours des points d'eau. Or, cette région, caractérisée par un type de végétation de savane arborée dominée par les acacias, est principalement agricole; elle est donc fortement peuplée (Caister, Shields et Gosser, 2003). Le mois de mai correspond habituellement à une période de transition durant laquelle les girafes migrent vers le plateau de Kouré pour la saison des pluies, qui a généralement lieu de juin à septembre (Le Pendu et Ciofolo, 1999). Cependant, depuis quelques années, on a noté qu'un petit groupe (entre 10 et 20 individus) migrerait plus au nord, dans la région de Fandou, au lieu de Kouré. Ces deux régions se caractérisent par une végétation de savane arbustive dominée par les *Combretaceae* et les *Mimosaceae* ainsi que par un tapis d'herbacées discontinu : un type de végétation nommé brousse tigrée car,

d'après les images satellites, l'alternance des bandes de végétation et de sol ressemble au pelage d'un tigre (Ciofolo, 1995 ; Le Pendu et Ciofolo, 1999 ; Nouhou, 2005). La brousse tigrée des deux régions diminue à un rythme alarmant principalement à cause du déboisement et de la désertification. Très souvent, la brousse est remplacée par des champs de culture (voir cartes de 1975 et de 2002 en annexe), ce qui a pour effet d'augmenter les contacts entre les girafes et les humains.

0.6 Objectifs de l'étude

Dans cette étude, la méthode des réseaux sociaux sera utilisée afin de caractériser la structure sociale de la dernière population de girafes de l'Afrique de l'Ouest, *Giraffa camelopardalis peralta*. La structure sociale des girafes a longtemps été considérée comme le résultat d'associations aléatoires entre individus (Dagg et Foster, 1976 ; Le Pendu, Ciofolo et Gosser, 2000 ; Van Der Jeugd et Prins, 2000). Cependant, une étude récente a révélé une structure sociale plus complexe formée de liens non aléatoires (Bashaw *et al.*, 2007). Il serait donc important de vérifier si ce résultat provient de la situation de captivité ou de l'utilisation d'une nouvelle méthodologie. Je vérifierai donc, dans un premier temps, si les associations sont aléatoires chez les girafes sauvages ou si les individus établissent des relations préférentielles ou d'évitement maintenues dans le temps. Avec cette nouvelle méthode, je m'attends à retrouver une structure sociale non aléatoire chez les girafes du Niger, avec certains individus formant des associations fortes qui se maintiendront dans le temps. Un autre objectif sera de vérifier si des facteurs comme le sexe et la classe d'âge jouent un rôle sur la structure sociale observée. Il est, en effet, possible que le regroupement se fasse selon le sexe et la classe d'âge. Les mâles adultes sont généralement solitaires : ils se promènent d'un groupe à l'autre à la recherche de nourriture ou de femelles en chaleur. Ils risquent donc de s'éviter entre eux ou de montrer de faibles associations avec les autres individus et d'occuper ainsi une position périphérique dans le réseau. À l'inverse, on s'attend à ce que les femelles accompagnées de leurs girafons se rassemblent entre elles (Dagg et Foster, 1976 ; Le Pendu, Ciofolo et Gosser, 2000 ; Bercovitch, Bashaw et Del Castillo, 2006). De plus, l'observation de crèches composées de juvéniles (girafons et jeunes) dans plusieurs

populations (Dagg et Foster, 1976) nous permet de supposer que les sous-groupes de juvéniles interagissent plus souvent entre eux qu'avec d'autres membres de la population. Ainsi, je m'attends à ce que la classe d'âge et le sexe influencent la structure sociale, principalement au niveau des sous-groupes. Il est aussi possible que les girafes du Niger, qui sont en contact constant avec les populations locales, se regroupent selon leur peur des humains. Il serait intéressant d'utiliser leur degré de peur des humains (calculé par les distances de fuite) pour déterminer si ce facteur joue un rôle dans la formation d'associations; on peut s'attendre à ce que les individus les plus peureux se regroupent ensemble loin des humains. En dernier lieu, je vérifierai si certains individus jouent un rôle central dans le réseau social de la population et si leur position change avec le temps. En effet, je possède des données de composition de groupes pour deux époques différentes : soit 1996-1998, quand la population ne comptait qu'une cinquantaine d'individus ; et 2006-2009, quand la population avait déjà presque triplé, alors que son habitat avait grandement diminué. Ainsi, deux réseaux seront créés afin de vérifier si la structure sociale a changé au fil du temps et si les individus observés aux deux époques ont changé de position à l'intérieur des réseaux. Étant donné l'augmentation de la population de girafes et la diminution de l'habitat, on suppose que le réseau sera plus fragmenté (avec plus de sous-groupes) en 2006-2009 qu'en 1996-1998.

Nous savons que les girafes vivent longtemps et qu'elles font face à un environnement qui change continuellement. Il est donc possible que la transmission d'informations et de traditions joue un rôle important dans leur population. Trouver les caractéristiques propres à la structure sociale de cette population nous permettra assurément d'avoir une meilleure compréhension de la manière dont de tels processus de transmissions se produisent. Les résultats obtenus pourront aussi être très utiles à ceux qui travaillent dans le domaine de la conservation de cette population menacée.

CHAPITRE 1 : IMPACT OF HABITAT LOSS AND INCREASE IN DENSITY ON THE
SOCIAL STRUCTURE IN A WILD POPULATION OF GIRAFFES.

Caroline Grou and Denis Réale; to be submitted

Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal, CP-8888
succursale centre-ville, Montréal, QC, Canada, H3C 3P8

Corresponding author:

Caroline Grou: email : grou.caroline@courrier.uqam.ca

Fax: (514) 987-4647

Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal, CP-8888
succursale centre-ville, Montréal, QC, Canada, H3C 3P8

1.1 Abstract

Giraffes live in fission-fusion social systems where associations between individuals are considered to be random. Social network analysis (SNA) is a relatively new method used in animal behavior to investigate social structure especially in these fluid societies. We used SNA to verify whether giraffes within the last free-roaming population of Western Africa, *Giraffa camelopardalis peralta*, associate randomly and what factors influence associations if these are not random among individuals. Furthermore, in the last 20 years these giraffes have experienced changing ecological conditions (release in predation pressure, increase in population density and decrease in habitat) which may have affected the social structure of these ungulates. Our second aim was therefore to compare the global social structure in this population at two different time periods (1996-1998 vs 2006-2009) in which population density and available habitat differ greatly and to see if individuals present in both these periods occupy different positions in their networks. We found non-random association patterns at each time period revealed by higher standard deviation (SD) of association indices than what would be expected by chance. In both networks, gender influenced the association strengths between individuals (same sex associations being greater than those of different sexes). Females with yearlings avoided each other while male-male pairs showed strong preferred associations in both networks. The mother-young bonds were stronger in the 1996-1998 network compared to the 2006-2009 network. Individual characteristics did not vary within a time period, indicating that no particular individual occupied a central role in the networks. We did find a correlation between individual measures from both networks, however the relation was negative, indicating that these measures are not repeatable and should not be used as a measure of personality. Overall, both networks show very similar characteristics even if there has been an important demographic increase and habitat diminution.

Keywords: social network, gregariousness, *Giraffa camelopardalis peralta*, habitat availability, population density, time lags

1.2 Introduction

The social structure of a population can be defined as the pattern of interactions or associations between its members and the resulting relations (Kappeler & van Schaik, 2002). By determining transmission processes such as the transmission of genes (Altmann *et al.*, 1996), of information (McComb *et al.*, 2001), of diseases and/or parasites (Corner, Pfeiffer & Morris, 2003; Cross *et al.*, 2004), social structure can greatly influence the biology and evolution of populations. Social structure can also have an impact on the evolution of behavioral strategies such as cooperation (Croft *et al.*, 2006; Ohtsuki *et al.*, 2006) and reproductive strategies (Whitehead, 2008a) as well as on the manner in which individuals exploit their habitat (Baird & Dill, 1996). The social position occupied by an individual can have important repercussions on its fitness (Silk, Alberts & Altmann, 2003; McDonald, 2007). For instance, an individual with many associations can have more chances to reproduce (Hill, 1990) but can also be more vulnerable in the case of an epidemic (Cross *et al.*, 2004). In many species, some individuals or types of individuals play a more central role either in the cohesion of groups (Williams & Lusseau, 2006) or in activity shifts (Lusseau, 2007). In populations with stable groups, these roles are usually maintained by specific individuals (Flack *et al.*, 2006), however in fluid societies (such as fission-fusion systems) these roles are often unstable but not necessarily inexistent (McComb *et al.*, 2001). Therefore, studying social structure is an important aspect of behavioral ecology, allowing us to have a better comprehension of the causes and consequences of sociality (Wey *et al.* 2008).

Although living in groups provides certain benefits which can explain the social behaviour in animal populations (Danchin *et al.*, 2005; Krause and Ruxton, 2002), many studies illustrate that, just like in human societies, animals can show avoidances and/or preferences for certain individuals or type of individuals (Whitehead, 2008a; Croft *et al.* 2008). Hence, associations in animal populations are not always randomly distributed due to simple aggregation, but animals may rather choose to associate with specific individuals. The fact that individuals associate randomly or choose specific associations will influence differently the evolution of the population. For example, stable associations can lead to reciprocal altruism between individuals and thus to the evolution of cooperation (Lusseau *et al.*, 2003; Croft *et al.*, 2006). Studying and quantifying social behaviors in animal populations can

however be complicated, especially in fission-fusion societies where groups will split up and reform continuously.

Social network analysis (SNA), which is a method for mapping and measuring relationships between individuals and even groups, was mainly developed in human social studies but is increasingly used to explore social structure in these fluid animal societies (Krause et al. 2007; Wey et al., 2008). In fact, SNA revealed the presence of non-random social structures in many animal populations across different taxa: such as sleepy lizards, *Tiliqua rugosa* (Leu et al., 2010); humpback whales, *Megaptera novaeangliae* (Ramp et al., 2010); guppies, *Poecilia reticulata* (Croft, Krause and James, 2004); Galápagos sealions, *Zalophus wollebaeki* (Wolf et al., 2007); meerkats, *Suricata suricatta* (Drewe, Madden and Pearce, 2009); spider monkeys, *Ateles geoffroyi* (Ramos-Fernández et al., 2009). This method of analysis allows the quantification of relationships between individuals to verify the presence of a non-random social structure in a population. With the characteristics issued from SNA we can now describe the observed social structure at the individual level but also at the sub-group and population level (Whitehead, 2008a), which makes it a very interesting tool for studying social behavior in animal populations (Krause, Croft and James, 2007).

Many factors can affect social networks. Individual characteristics such as age, sex and relatedness have been shown to influence social structure, especially at the sub-group level. As a matter of fact, in many populations, sub-groups of related individuals or animals sharing similar characteristics tend to associate more with each other rather than with others, a phenomenon known as assortative mixing (for examples see Gero, Engelhaupt and Whitehead, 2008; Croft et al., 2005). The personality of individuals can also influence the distribution and strength of associations in certain populations (Pike et al., 2008; Croft et al., 2009; Krause et al., 2010). Different factors can also play on different levels of structure. For example, Wolf et al. (2007) showed that in a sea lion population, sex and age influenced associations at the population level but the structure of cliques could not be explained by these preferences. Instead, they found that these cliques were actually genetic clusters and that these strong associations were determined by the individuals' relatedness (Wolf & Trillmich, 2008).

Time is another factor that can influence social networks. Indeed, social structure can vary within a population according to the different conditions present at a certain time. Predation is a well-known factor that influences gregariousness and possibly social structure. Being in a group can decrease the risk of predation through the dilution effect or an increase in vigilance (many eyes theory; Krause & Ruxton, 2002). Thus it has been shown that populations living under high predation pressure will tend to form larger groups (Hill & Lee, 1998). Therefore a population under strong predation pressure may differ in its social behavior from one living without any predators. For instance, Kelley *et al.* (2011) found that variation in predation risk shapes the social networks in a fission-fusion guppy population, with more and stronger associations in high-risk populations and with fission events occurring over longer time periods compared to the low-risk population. Such factors as population density and habitat distribution can also influence the manner by which animals interact with each other, especially when resources are scarce and/or population density is high and competition is therefore greater. These factors can change over time and could affect the social structure of a population.

In Niger resides the last population of West African giraffes, *Giraffa camelopardalis peralta*, a sub-species that has been recently considered a species on its own (Brown *et al.*, 2007). These giraffes once roamed across West Africa but were heavily hunted throughout the 20th century and by the mid-1990s only one population of about 50 individuals remained in a small region outside of Niger's capital, Niamey (Ciofolo, 1995). As studies and conservation plans were undertaken, these giraffes became protected in the Nigerian territory and are now free of predation, with the exception of rare poaching events. This release in predation pressure allowed the population to increase — 188 individuals were identified in 2009 although the population was actually estimated at around 220 giraffes (Suraud, 2011). However one major issue continues to threaten these giraffes and that is deforestation and the resulting desertification. In other words as the population increases, their habitat greatly diminishes and becomes more and more fragmented. How will this shift in the environment affect the way in which giraffes interact with each other? What effect will it have on their social structure? And how will an individual's social position change over time? These changes could have important consequences for the population. On the one hand, lack of

favorable habitat could push individuals to form greater groups and discriminate less against certain individuals, leading to less preferences as well as avoidances (simple aggregation). Yet on the other hand, the increased population density and habitat fragmentation could also lead to more competition, and thus to the reduction of group size and the augmentation of avoidances and maybe more selective preferences. It could also push individuals to make more frequent movements between patches and therefore decrease social cohesion by increasing fission-fusion events.

Although, giraffes are considered to associate in a random manner (Le Pendu, Ciofolo & Gosser, 2000), the social network analysis might help reveal some subtleties into the giraffe's social structure that eluded past methods. The aim of this paper is to compare social structure in a population of free roaming West African giraffes through social network analysis at two different time periods in which population density and available habitat differ greatly. Our goal here is more to verify the way in which these factors have influenced the giraffes' social network rather than teasing apart these effects because quantifying habitat loss is difficult when deforestation happens in an illegal manner. By constructing two different social networks (1996-1998 and 2006-2009) we were able to compare the observed social structure at both these periods and to examine what factors (sex, age class, relatedness) affect each social network as well as how ecological changes modified the global social structure of this population. For the giraffes present in both time periods, the individual characteristics derived from both networks also allowed us to verify how these individuals' network position changed through time. Flight initiation distances (FIDs, used to measure an individual's fear towards humans) were also used to assess if the most fearful individuals are possibly less social.

1.3 Materials and methods

The study was conducted on Niger's giraffe population, *Giraffa camelopardalis peralta*, in an unrestricted but protected area 100 km south-east of Niger's capital, Niamey. These giraffes live in close contact with many villages and fields established in the area (Fig. 1.1). Their habitat, the tiger bush, has greatly diminished over the last years due to deforestation (for firewood but also agricultural land) and desertification (Ciofolo, 1995, Leroy *et al.*, 2009). In the mid-90's, the giraffe population counted roughly 60 individuals. Conservation plans were put into place to allow the population to recover from the hunting pressures that had been exerted on them for the past century. By 2009, approximately 200 giraffes were identified but their habitat is increasingly being reduced every year (see Appendice A & B).

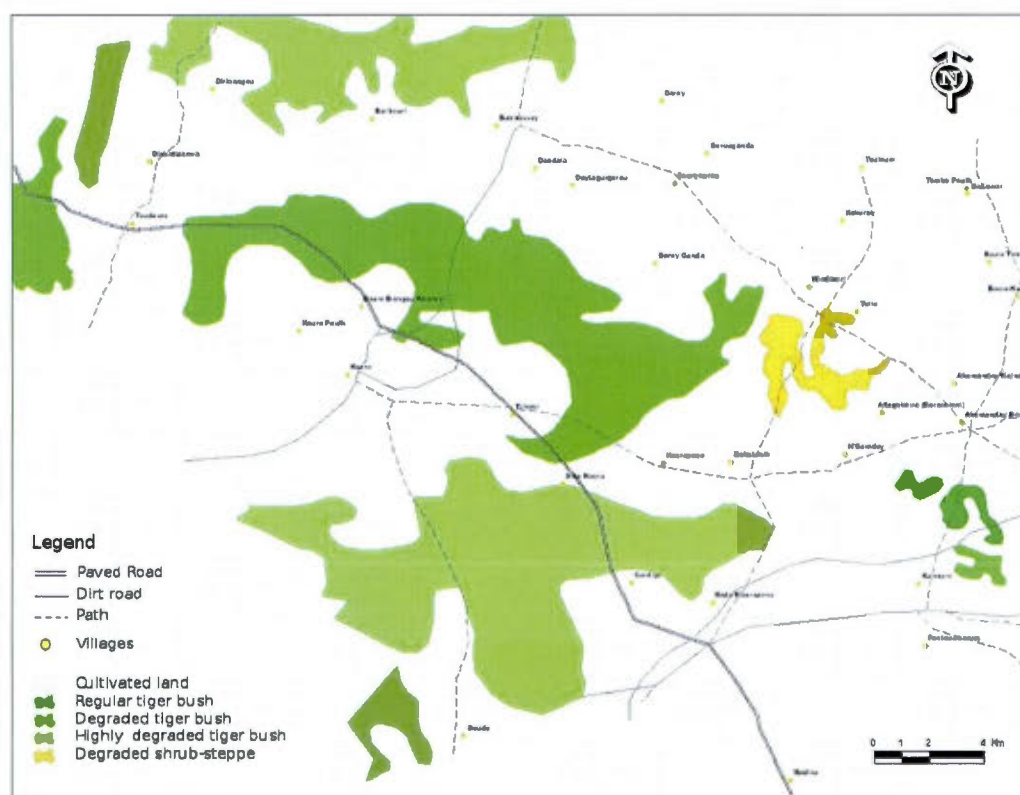


Figure 1.1 Map of the giraffe zone in Niger, with roads, villages and the different types of vegetation present.

1.3.1 Group composition

We obtained data of giraffe group compositions dating back to 1996-1998 as well as recent data collected between 2006 and 2009. Group compositions from 1996-1998 were gathered by Le Pendu, Ciofolo and Gosser (2000). During their study, the giraffe zone was visited 3 days a week from October 1996 to May 1998, where groups were localized with a GPS. Giraffes were considered to be associated if they were found within a radius of one kilometer from each other and solitary individuals were considered to be a group of one. If a group was seen more than once within a day (same individuals within the group), we only kept one observation for that day. When a group was found, the date and time was noted and giraffes were individually identified by photo-identification, aged and sexed. Each giraffe was placed into one of four age classes based on visual characteristics: newborn (<6 months old), young (6-18 months old), subadult (18 months to 4 years old) and adult (>4 years old). Sex was also determined by visual characteristics. During this period a total of 316 groups were observed.

In 2005, after 6 years of interruption of survey, a yearly census of the population was organized, and a photo-identification album created. Since then the catalogue has been updated every year. All the giraffes counted during the census were photographed (a picture of both profiles was taken), and sex, age and other characteristics noted, making identification easier and allowing a follow-up of the population. In parallel, following the method of Le Pendu et al. (2000), we collected new data on group composition outside the yearly census period between 2006 and 2009. In 2006, the giraffe zone was visited around 3-4 times a week between June and November, and a total of 138 groups were observed. In 2007, data was collected intensively from August to September (88 groups) while in 2008 data were gathered from June to December for a total of 188 groups. During the summer 2008 we visited the giraffe zone around 5 days a week, but only a few visits per month were made after September. Finally, in 2009, 118 groups were observed from April to October with only a few visits each month (once a week).

For each period, 1996-1998 and 2006-2009, the data were compiled, and analyses were restricted to the identified individuals only and to those that were present the whole time

during each period. For example, an individual killed in July 1997 or another born during the same month were excluded from the 1996-1998 network because the fact that these individuals did not associate with others is not of biological importance but is rather simply due to the fact that they were not there for the whole study period. For the 1996-1998 network, limiting the analyses to individuals seen at least 10 times eliminated all individuals not present during the whole study period and also minimized the bias towards individuals seen only a few times. Furthermore, Whitehead showed (2008b) that the null hypothesis of permutation tests (that a network is random) is accurately rejected or accepted if $S^2 \times H > 5$, where S corresponds to the social differentiation coefficient and H is the mean number of observation per individual. When considering the 1996-1998 data, our population has a relatively high social differentiation (0.868), meaning that at least 8-9 observations per individual were needed for a good representation of the data and to accurately test for presence (or absence) of a random social structure (Whitehead, 2008b). This is another reason why we chose to keep only the individuals with at least 10 observations. To compare both networks we imposed the same limitations for the 2006-2009 network as well. This was justified considering that the social differentiation for the 2006-2009 network was almost identical to the first network (0.861). These restrictions reduced the numbers of individuals analyzed from 73 to 59 in the 1996-1998 network and from 247 to 102 in 2006-2009.

1.3.2 Defining associations

Association strengths between each pair of individuals in the networks were calculated with the half-weight index (HWI). This index is the most commonly used and appropriate when a bias could be present in the data because not all individuals in a group could be identified (Cairns & Schwager, 1987; Ginsberg & Young, 1992; Whitehead, 2008a). The HWI can be calculated as:

$$\frac{x}{\frac{1}{2}(n_a + n_b)}$$

Where x corresponds to the number of observations in which individual A and B are observed together and n_a is the total number of observations where individual A was sighted

and n_b the total number of observations where individual B was seen (Ginsberg & Young, 1992). However, the HWI based on shared group membership, as is our case, depends greatly on the difference in gregariousness between individuals, as some individuals can be consistently found in larger or smaller groups than others (Godde, 2011). Hence, we tested for such differences using a permutation test procedure implemented in SOCPROG 2.4 for Matlab 7.01 (The Mathworks, Inc. 2002). This test was developed by Bejder et al. (1998), where the standard deviation (SD) of typical group size, TGS, being the size of groups experienced by the individuals (Jarman, 1974), is used as the test statistic, and high p-values (p-values corresponding to the number of times the observed SD was higher than random ones) highlights differences in gregariousness amongst individuals (Whitehead et al. 2005). Analysis of gregariousness between individuals showed that for both networks, some individuals preferred to be in big groups while others preferred smaller groups ($p = 0.999$). These differences in gregariousness can lead to erroneous interpretations of the observed social structure and therefore a new index was used allowing us to control for these differences in gregariousness, the Half Weight index correcting for Gregariousness (HWIG) (Godde 2011). This new index can be calculated in the following manner for individuals a and b :

$$HWIG_{ab} = HWI_{ab} * \frac{\sum HWI}{(\sum HWI_a * \sum HWI_b)}$$

The term $\sum HWI$ corresponds to the sum of HWIs for all dyads of the population, giving a measure of gregariousness for the population, whereas the sums of all HWIs for individuals a and b correspond to their individual gregariousness (Whitehead, 2008a). For a dyad, a HWIG value equal to one corresponds to a random association given the gregariousness of the two individuals; $HWIG < 1$ is an avoidance association, and $HWIG > 1$ illustrates a preference (Godde, 2011). Given that our aim was to compare the social structure between the two different time periods, one of which had a much higher population density, we used the HWIG to construct both social networks and minimize a bias caused by individual differences in gregariousness.

1.3.3 Social network analyses

To verify if our networks were different from random networks we used Monte-Carlo permutations to randomly permute association data within each sampling period (one day) in the group-by-individual matrix without changing the number of rows and columns. Therefore, the random networks created by these permutations had the same number of individuals in each group and the same number of groups in which each individual was seen in, but contrarily to the observed data the associations were randomly distributed (Bejder *et al.*, 1998). The test statistics (mean, standard deviation and coefficient of variation which is $SD/mean$) are calculated at each step and associations are considered non-random if the observed statistics are greater or lower than the random ones for at least 95% of the permutations (Whitehead, Bejder & Ottensmeyer, 2005). The observed association indices are therefore considered significantly different from those expected by chance. For instance, in the short term, if individuals choose to associate with specific individuals, then the mean association index will be lower than expected by chance simply because less pairs of individuals will be associated. However, if longer-term associations (preferences and/or avoidances) are maintained, then the standard deviation of the observed association indices will be higher than that of random networks (Whitehead, 2009). All permutation tests were performed using SOCPROG 2.4.

To examine the temporal pattern of associations in both networks (maintained or are constantly changing), we used time lag analyses implemented in SOCPROG 2.4 (Whitehead, 2009). Lagged association rates correspond to the probability that if two individuals associated at some point, they would still be associated after varying time lags (Whitehead, 1995). In a group where associations are constant, this probability would be equal to 1. In cases where not all associations may be identified, it is recommended to use the standardized lagged association rates (SLAR), which is the probability that if A and B are associated, and an associate of A is randomly chosen after a time lag, it will be B (Whitehead, 2007). The SLARs are then plotted continuously with moving averages against time and compared to the null association rates. The null association rates represent the expected values of the lagged association rates assuming that individuals who associated in the past have the same chance

of being associated in the future than individuals who were never seen together (Ramos-Fernández *et al.*, 2009). The precision of SLARs was estimated using jackknifing across sampling periods.

1.3.4 Factors influencing associations in both networks

We determined if there were differences in associations between and within sex classes in the 1996-1998 and 2006-2009 networks. To verify if age class affected the associations, we restricted the analysis to one year for each observation period (i.e. 1997 and 2008). Individuals were placed into one of the following age classes: juveniles (newborn & young), subadults, and adults. However since few subadults were present (8 in 1997 and 5 in 2008) we decided to test for the effect of age classes (a- juveniles — non-reproductive individuals, comprising newborns, youngsters and subadults; b- adults — sexually mature individuals) on associations. We also verified whether adult females known to have given birth (therefore with a newborn or young) tended to associate more between themselves due to similar needs and constraints (Godde, 2011). Because there could also be an interaction between age class and gender, we looked within reproductive classes to examine if sex still had an impact on association strengths. We also assessed relatedness of some individuals based on pedigree information (obtained by mother-offspring affiliation observations) on associations. We used the coefficient of relatedness, r , where mother-young pairs scored a 0.5 while grandparent-grandchild pairs and siblings scored a 0.25 because the identity of the father was unknown in all cases. Mantel tests were used to assess differences in associations within as opposed to between all these classes: gender, reproductive classes, females with yearlings or not (Schnell *et al.*, 1985). This test was also used to evaluate the correlation between HWIG indices and relatedness. However as our association matrices corresponded to similarities between individuals we used similarity matrices instead of the usual distance matrices to compare all these measures. All Mantel tests were performed in R 2.12.2.

1.3.5 Global and intermediate characteristics of the networks

Global properties of each network, such as density (the fraction of all possible ties in the network that actually exist), mean geodesic distance (or mean path length, the distance by which any two individuals in the network are connected), the clustering coefficient (a measure of how well neighbors of an individual are neighbors themselves) and the average strength of individuals (the sum of all association indices for each individual), were calculated for both networks in R 2.12.2 with the *tnet* package (Opsahl *et al.*, 2010). The presence of sub-groups in which individuals associate more within these groups than with the rest of the population were evaluated in both networks using Newman's modularity (Q), implemented in SOCPROG 2.4, where a defined cluster is assumed to be present when the value of $Q > 0.3$ (see Newman & Girvan 2004).

1.3.6 Individual characteristics issued from the networks

For both networks, we calculated (using SOCPROG 2.4) individual measures such as the strength, which in a weighted network is the sum of all its association indices (HWIG), and eigenvector centrality (first vector of the matrix of association indices), which takes into account the importance of indirect ties as well as direct ones and measures to what extent an individual is associated with others (number and strength of associations) and if his associates are themselves connected (Wey *et al.* 2008). Finally, we also calculated affinity, which is the average weighted strength of the individual's neighbors divided by its own strength. To verify if an individual's position changed between both time periods, we used non-parametric Spearman correlations between both individual measures centered on the mean of each network. Given that we had flight initiation distances (FID, a personality trait of the level of fear an individual has towards humans), we verified, using a Mantel test, if these FIDs were correlated with the individual characteristics in the 2006-2009 network. FIDs were obtained by walking towards individuals in a standardized manner and noting the distance at which individuals fled. These measures have been shown to be highly repeatable (Lefebvre-Auger, Grou and Réale unpublished results). Both these analyses were performed in R 2.12.2.

1.4 Results

1.4.1 Social network analyses

For the construction of the 1996-1998 network, a total of 316 groups were observed, with a mean group size of 7 ± 6 individuals, and data restricted to 43 adults (19 males, 24 females) as well as 16 juveniles (9 males, 7 females). As for the 2006-2009 network, 532 groups with a mean group size of 7 ± 5 individuals were observed, and after restrictions 79 adults (24 males, 55 females) and 23 juveniles (11 males, 12 females) remained. For both networks, permutation tests revealed a non-random social network with a smaller coefficient of variation (CV) of the HWIG indices in the random networks than in the observed networks (Table 1.1). This indicates that some association indices were either significantly higher or lower than expected by chance, revealing the presence of association preferences or avoidances amongst giraffes.

Table 1.1 Observed and random coefficient of variation (CV) and p-values for the HWIG from Monte-Carlo permutation tests

	Observed CV of HWIG	Random CV of HWIG	p-values
1996-1998	0.849	0.733	0.999*
2006-2009	1.399	1.116	1.000*

1.4.2 Temporal patterns

In the 1996-1998 network (Fig.1.2), the standardized lagged association rate (SLAR), calculated for the population, decreased gradually over days but remained above the null association rate around 300 days. In the 2006-2009 network, however, SLARs declined rapidly after approximately 100 days (Fig. 1.3). Even though the association rates dropped, they were still maintained above the null rate for around 400 days if not more (600 days). Therefore, combining data over several years for both networks seemed justified due to the fact that associations seemed to be maintained through time as well as the fact that few data per year were available.

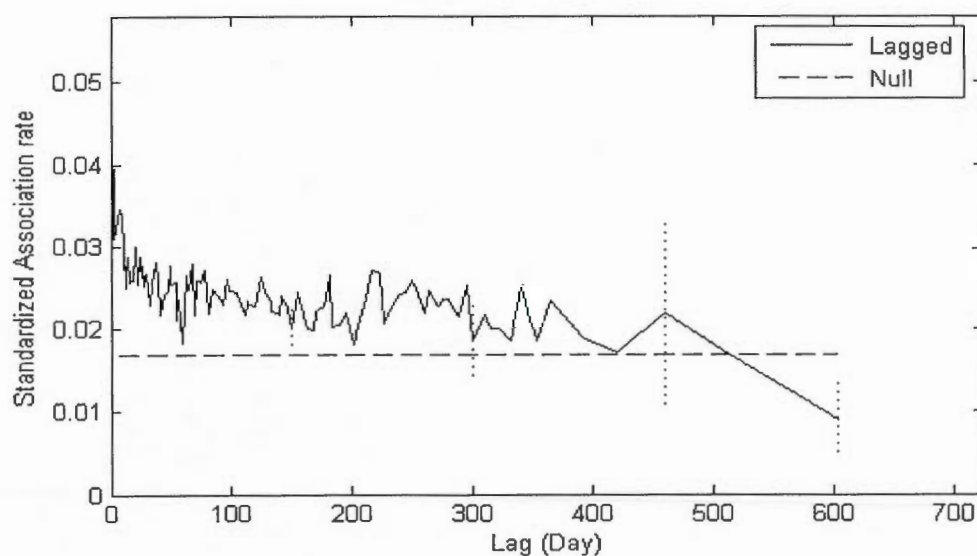


Figure 1.2 Standardized association rate (solid line) and Null association rate (dashed line) in the 1996-1998 West African Giraffe population, *Giraffa Camelopardalis peralta*, with 95% jackknife estimates (dotted lines).

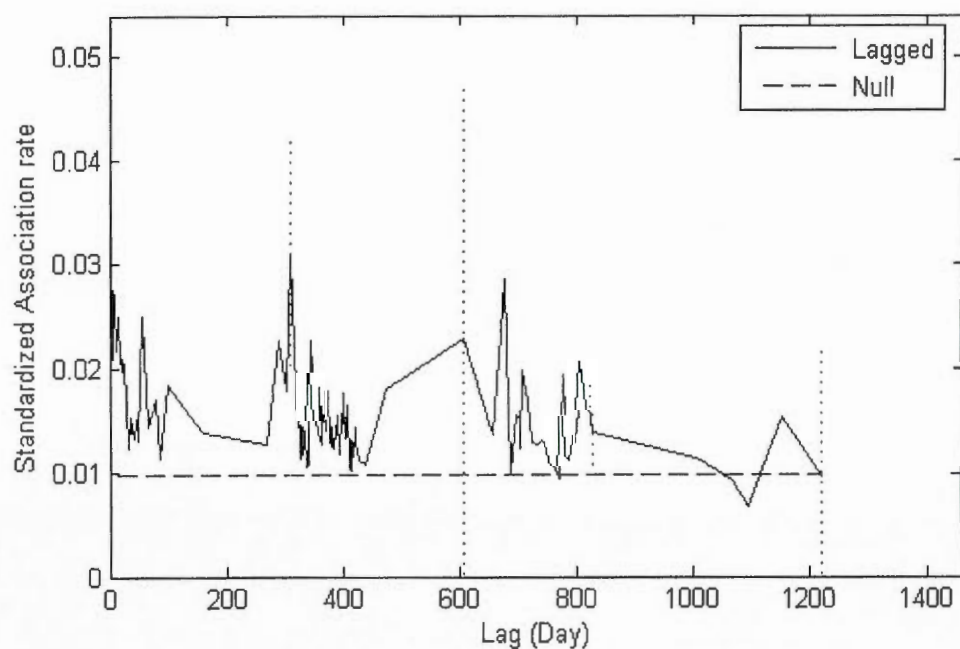


Figure 1.3 Standardized association rate (solid line) and Null association rate (dashed line) in the 2006-2009 West African giraffe population, *Giraffa Camelopardalis peralta*, with 95% jackknife estimates (dotted lines).

1.4.3 Factors influencing associations in both networks

Association patterns within and between sex classes were different in both the 1996-1998 (Mantel $p < 0.001$, $r = 0.125$, $n = 59$) and the 2006-2009 network (Mantel $p < 0.001$, $r = 0.088$, $n = 102$); intra-gender associations were stronger than those of individuals of different genders. Indeed, the mean of same sex associations was close to random, whereas the mean for associations between sexes showed avoidances (Table 1.2). To see where the differences lied within sexes, we did another Mantel test for each network between HWIG values and the similarity matrix, with male-male pairs having a value of 1, female-female a value of 0, and mixed pairs being excluded. These tests revealed that while male-male associations were significantly greater than female-female associations in the 2006-2009 network (Mantel $p < 0.001$, $r = 0.0957$, $n = 102$), the contrary was observed in the 1996-1998 network (Mantel $p < 0.001$, $r = -0.0416$, $n = 59$). When looking at means, we can see that in 1996-1998, female-female associations yielded a higher HWIG, which was nevertheless equal to one, revealing random associations (Table 1.2). In the 2006-2009 network, all the CVs of HWIG increased, including the one for the whole population, indicating stronger variations in association strengths for this network (Table 1.2).

Table 1.2 Mean HWIG within and between gender classes (female-female, male-male and female-male) along with their standard deviations (SD) and coefficient of variation (SD/Mean) for all individuals in 1996-1998 and 2006-2009 networks

	Mean HWIG (SD)		CV of HWIG	
	96-98	06-09	96-98	06-09
F-F	1.006 (1.132)	0.976 (1.290)	1.123	1.219
M-M	0.936 (0.573)	0.996 (1.376)	0.612	0.984
F-M	0.848 (0.597)	0.802 (1.165)	0.705	1.163
Overall	0.905 (0.781)	0.862 (1.037)	0.859	1.203

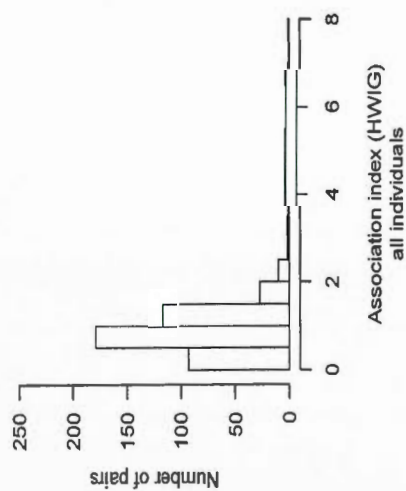
In 1997 (22 adult females, 14 adult males, 6 juvenile females, 13 juvenile males) we found that associations were stronger amongst inter-class dyads (adults and juveniles) than

within reproductive classes (Mantel $p = 0.012$, $r = -0.0415$, $n = 55$). Adult females with yearlings avoided each other, while females that had not given birth that year associated more with each other (Mantel $p < 0.001$, $r = -0.0657$, $n = 24$). In the 2008 network (55 adult females, 24 adult males, 12 juvenile females and 11 juvenile males), association strengths were no more different within than between reproductive classes (Mantel $p = 0.309$), but adult females with yearlings also avoided each other, while females without yearlings associated more together (Mantel $p = 0.003$, $r = -0.011$, $n = 61$).

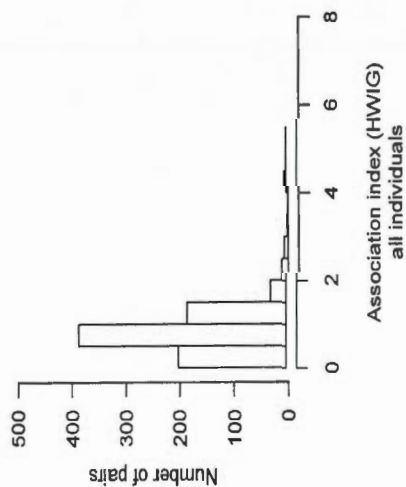
As there may be an interaction between sex and age class, we looked within reproductive classes to test for the effect of gender. We found that among adults the association pattern within sexes still remained different from the pattern between the sexes (Mantel: **96-98 network** $p = 0.005$, $r = 0.127$, $n=43$; **06-09 network** $p = 0.001$, $r = 0.0915$, $n=79$). Once again associations within sexes were stronger than between sexes (Mantel : **96-98 network** $p = 0.005$, $r = 0.127$, $n=36$; **06-09 network** $p = 0.001$, $r = 0.0915$, $n=73$). Associations between adult males stayed significantly greater than associations between adult females in the 2006-2009 network (Mantel $p < 0.001$, $r = 0.0957$, $n=79$) whereas the correlation was inversed for the 1996-1998 network; male-male associations also became stronger than female-female associations (Mantel $p < 0.001$, $r = 0.0612$, $n=43$). Among juveniles, however, there was no difference in associations within or between different sexes (Mantel $p > 0.05$), indicating that adult preferences were driving this correlation.

We graphically looked at the number of HWIG for each sex class (female-female, male-male, mixed) for all individuals as well as adults only in both networks. (Fig. 1.4 for the 1996-1998 network and Fig. 1.5 for the 2006-2009 network). We noticed that juvenile males seemed to avoid each other (diminution of mean HWIG when included), whereas many adult males showed strong association preferences in both networks. We can also see that even if some females show association preferences, the majority avoid each other ($HWIG < 1$) or associate in a random manner ($HWIG$ close to 1), which was supported by the mean values of association indices between adult only (see Table 1.3).

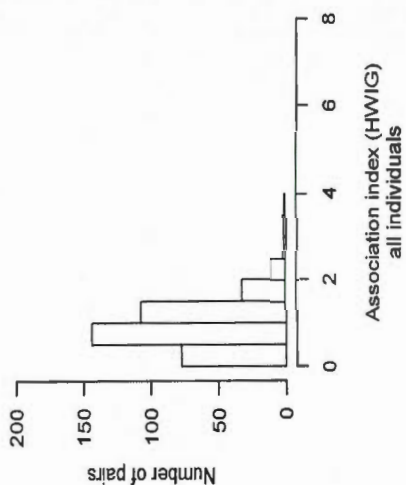
Female-female associations, 1996-1998



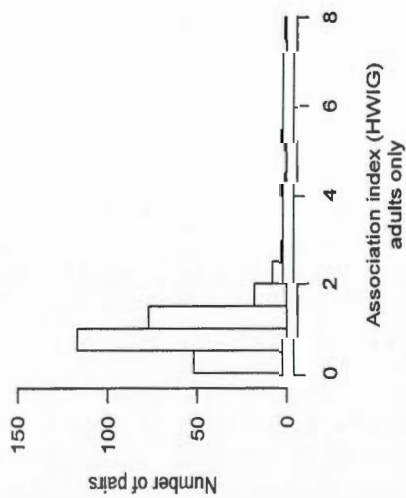
Female-male associations, 1996-1998



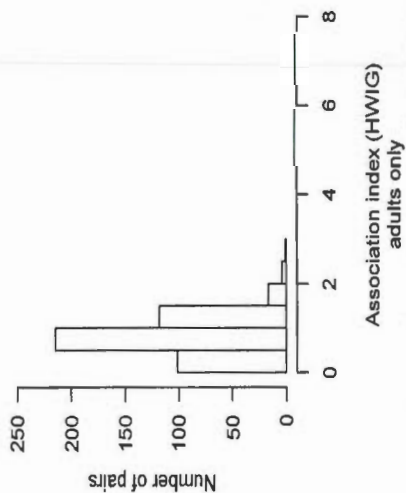
Male-male associations, 1996-1998



Female-female associations, 1996-1998



Female-male associations, 1996-1998



Male-male associations, 1996-1998

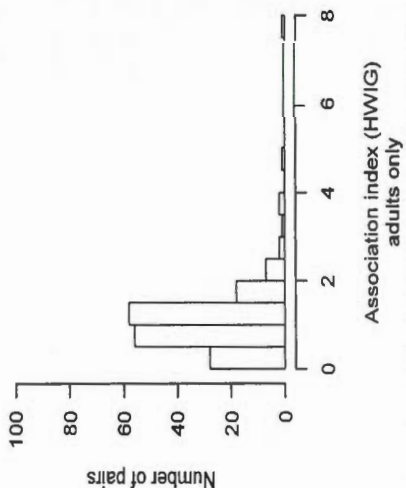


Figure 1.4 Association indices (HWIG) according to the number of pairs for the 1996-1998 network of West African giraffes, *Giraffa camelopardalis peralta*, for females pairs, mixed sex pairs and male pairs. The first series of figures contains all individuals while the second is adults only.

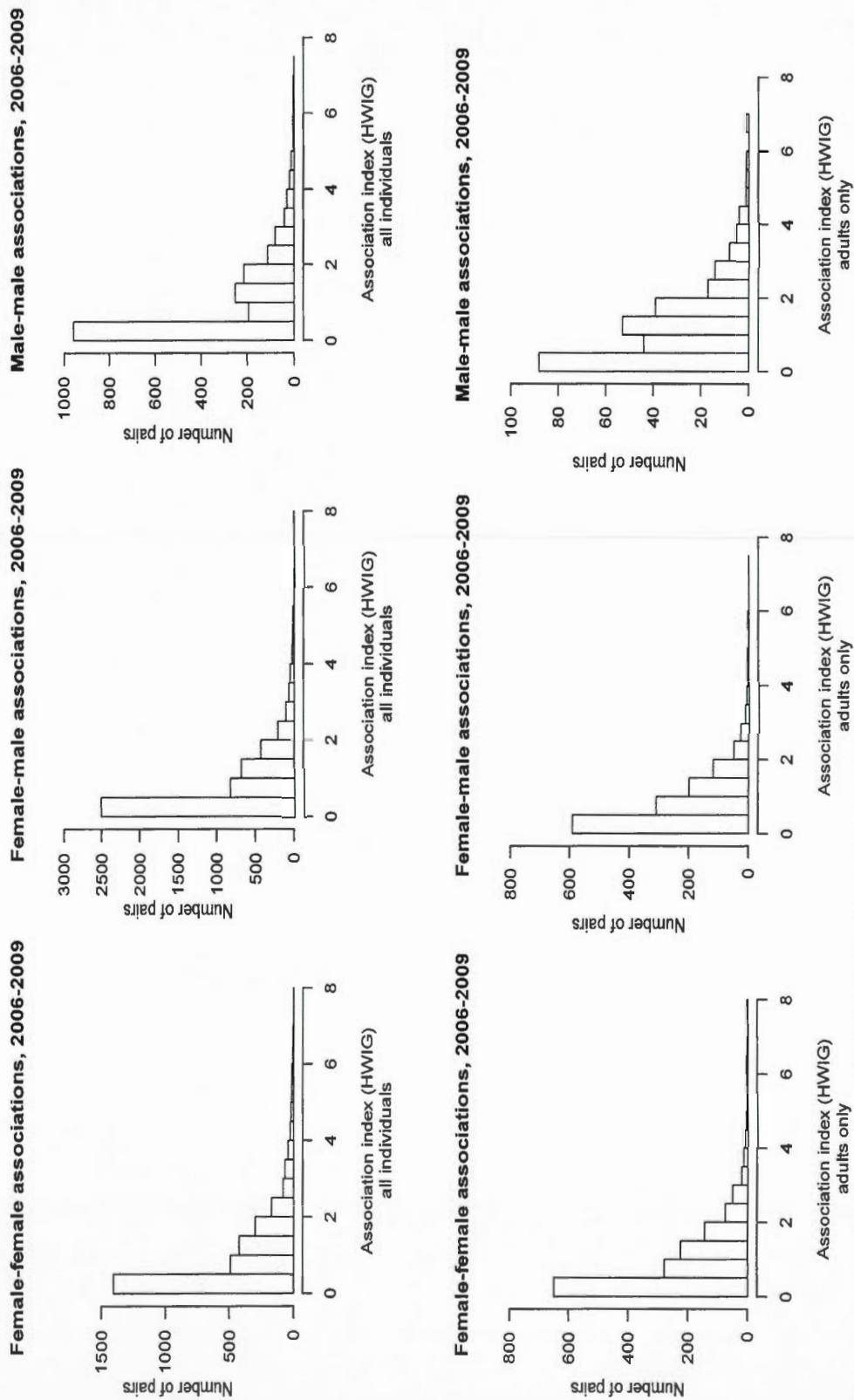


Figure 1.5 Association indices (HWIG) according to the number of pairs for the 1996-1998 network of West African giraffes, *Giraffa camelopardalis peralta*, for females pairs, mixed sex pairs and male pairs. The first series of figures contains all individuals while the second is adults only.

Table 1.3 Mean HWIG within and between gender classes (female-female, male-male and female-male) along with their standard deviations (SD) and coefficient of variation (SD/Mean) for adults only in 1996-1998 and 2006-2009 networks

	Mean HWIG (SD)		CV of HWIG	
	96-98	06-09	96-98	06-09
F-F	0.9605 (0.712)	0.897 (1.093)	0.742	0.112
M-M	1.1216 (0.872)	1.189 (1.17)	0.524	0.612
F-M	0.818 (0.428)	0.754 (0.877)	0.778	0.704

We also looked within sex classes; we found a significant correlation of association indices between different reproductive classes in females in the 1997 network only (Mantel $p = 0.995$, $r = -0.07$, $n = 28$), which could be due to mother-offspring associations. Although complete pedigrees were unknown we evaluated if related individuals associated more together than individuals of unknown relatedness in the 1996-1998 network. This test was restricted to 34 individuals with known relatedness in 1996-1998 and 43 in 2006-2009. When all individuals were considered in the 1996-1998 network, relatedness explained almost half of the variation in associations (Mantel $p < 0.001$, $r = 0.471$, $n = 34$). When newborns were excluded the relation remained significant (Mantel $p = 0.001$, $r = 0.304$, $n = 25$), but when young were also excluded from the analysis, relatedness no longer influenced the association patterns (Mantel $p = 0.277$, $r = 0.039$, $n = 21$). The same pattern was observed in the 2006-2009 network (Mantel **all individuals**: $p = 0.001$, $r = 0.152$, $n = 43$; **no young**: $p = 0.13$, $r = 0.0311$, $n = 26$) although this correlation is much weaker than in the 1996-1998 network as shown by the smaller correlation coefficients (r).

1.4.4 Global and intermediate characteristics

These characteristics are reported for both networks in Table 1.4. In the 1996-1998 network, Newman's modularity test was unable to separate the population into distinct clusters of strongly associated individuals (Newman's modularity $Q = 0.135$). In fact, the 96-

98 giraffe social network reveals a deeply interconnected population with an average path length (L) of 1.061, indicating that each individual was on average only one direct link away from any other individual in the population. The weighted clustering coefficient was also high ($C = 1.106$), thus associates of an individual also tend to be associated themselves.

Table 1.4 Global network characteristics issued from the 1996-1998 and 2006-2009 giraffe social networks

	Average path length (L)	Clustering coefficient (C)	Density (D)	Newman's Modularity (Q)
1996-1998	1.061	1.106	0.89	0.135
2006-2009	1.397	1.038	0.85	0.100

The 2006-2009 network showed very similar characteristics to the previous network even if the population has almost tripled in numbers. The population was still a highly connected component with no distinct clusters (Newman's modularity $Q = 0.100$). The weighted clustering coefficient ($C = 1.038$) was similar to the one in the 1996-1998 network, but the mean distance between individuals was a bit greater in the 2006-2009 network ($L = 1.397$). The density (D) of the networks was also quite similar during both periods ($D_{96-98} = 0.89$, $D_{06-09} = 0.85$).

1.4.5 Individual characteristics issued from the network

Individual characteristics did not vary considerably between individuals given the low variability in all metrics. Mean strength was almost twice as high in the 2006-2009 network than in 1996-1998 but their standard deviations remained sensibly the same (Table 1.5). However, because the SD depends on the mean, we calculated the coefficient of variation (CV) for these 3 measures. The CV of affinity remained similar in both networks (0.023 in 1996-1998 and 0.026 in 2006-2009). We noticed a slight decline in the CV of strength

between both networks: it decreased from 0.082 in 1996-1998 to 0.052. However, the CV for eigenvector centrality dropped from 0.1163 in 1996-1998 to 0.0122 in 2006-2009, which is almost a ten-fold diminution.

FID values were not significantly correlated to the 2006-2009 individual characteristics (Mantel $p > 0.05$ for all measures, $n = 84$). Out of the 31 individuals present in both networks (1996-1998 and 2006-2009), only 23 individuals were included in the analyses (19 females, 5 males). In 1996, 16 out of the 31 individuals were juveniles whereas in 2006 all individuals had reached adulthood. To verify if individual characteristics changed over time, we used a non-parametric Spearman correlation between both measures of each characteristic (strength, eigenvector centrality and affinity) for the 23 individuals present in both networks. No relation was found for both individual measures of strength and eigenvector centrality, hence these individuals characteristics issued from the two networks were not correlated (Spearman rank correlations: Strength: $p = 0.48$; Eigenvector Centrality: $p = 0.054$). This indicates that an individual's strength and eigenvector centrality changed with time and age and was not predictable over time. However there was a correlation between both measures of affinity ($p = 0.002$, $r = -0.618$). These results show that individuals with low affinity in 1996-1998 had higher affinity in 2006-2009 and vice-versa.

Table 1.5 Mean individual network characteristics, standard deviations and coefficient of variation (CV) of both giraffe social networks 1996-1998 and 2006-2009. Means are displayed for all individuals (overall) as well as for each sex. In the 1996-1998 network there were 31 females and 28 males in the analysis and 67 females and 35 males in the 2006-2009 network

	Mean strength \pm SD		Mean eigenvector centrality \pm SD		Affinity \pm SD	
	1996-1998	2006-2009	1996-1998	2006-2009	1996-1998	2006-2009
Females	53.93 \pm 3.48 (CV=0.07)	87.04 \pm 4.77 (CV=0.05)	0.13 \pm 0.02 (CV=0.15)	0.10 \pm 0.01 (CV=0.1)	53.29 \pm 1.56 (CV=0.03)	87.23 \pm 2.53 (CV=0.03)
Males	51.29 \pm 4.80 (CV=0.09)	87.16 \pm 3.99 (CV=0.05)	0.12 \pm 0.01 (CV=0.08)	0.10 \pm 0.01 (CV=0.1)	52.65 \pm 0.61 (CV=0.01)	87.22 \pm 1.92 (CV=0.02)
Overall	52.68 \pm 4.33 (CV=0.08)	87.08 \pm 4.49 (CV=0.05)	0.12 \pm 0.02 (CV=0.12)	0.10 \pm 0.01 (CV=0.1)	52.99 \pm 1.24 (CV=0.02)	87.22 \pm 2.33 (CV=0.03)

1.5 Discussion

The aim of this study was to verify whether giraffes associate randomly or not. Our results confirm that even though West African giraffes have a very fluid fission-fusion social system, the associations are not randomly distributed among individuals. Furthermore, we wanted to verify whether ecological changes, namely habitat loss and increased population density, affected the social structure of this population by looking at social networks at two periods separated by an interval of 10 years. We found some differences in the social structure of these two periods yet in general the two social structures were very similar, indicating that the social structure of giraffes may not be highly flexible.

1.5.1 The giraffes' social structure

Each social network (1996-1998 and 2006-2009) revealed association preferences and avoidances amongst giraffes greater than what could be expected by chance. Time lags also showed that even though association rates declined with time they remained above the null association rate for long time periods. Hence, despite their fission-fusion system, West African giraffes did not associate randomly; some giraffes formed preferred associations as well as avoidances with specific individuals. We believe that the decline observed in the 2006-2009 SLARs most likely reflect the sampling effort which was intensively carried out during 3-4 months from June to September every year, and very few data if any were collected during the rest of the year, therefore explaining the rapid declines. It would be better to gather data during the whole year to further investigate the persistence of associations in this population.

A previous study on the 1996-1998 data concluded that associations were random within this population (Le Pendu *et al.*, 2000). The authors used the simple ratio index (SRI) to quantify association strengths between individuals. Using the HWIG instead we can correct for individual differences in gregariousness, which can greatly affect the interpretation of association strengths (Godde, 2011). Indeed, these differences in gregariousness could have

masked or even overestimated some associations while underestimating others in the previous study. Godde (2011) found that when there are differences in gregariousness at the individual level the HWIG identified more accurately non-random associations than the HWI.

Furthermore, Le Pendu et al. (2000) considered the social structure to be random mostly due to the low mean of SRI. To evaluate if a social network is random or not, the mean may not be the best statistic however. According to Whitehead (2009) the means of association indices can be the same between observed and random networks, but a network can still be non-random if the standard deviations of association indices are significantly different from random ones. In our study, the mean HWIG remained low and close to the mean of the random data but SDs were significantly higher than random in both networks. This indicates that some individuals show preferred associations with others in this population. Therefore, even though giraffes have a fluid fission-fusion social system, the results of this study shows that their social structure is more complex than originally thought. Most examples in the literature also consider giraffes to associate in a random manner (Dagg & Foster, 1976; Wittenberger, 1981; Van Der Jeugd et Prins, 2000). Our study illustrates that a new method (social network analysis) helps to clarify association preferences within these ungulates.

As mentioned above, the 1996-1998 and 2006-2009 social networks shared many similarities. In both networks, associations among adults of the same gender were stronger than between individuals of different sexes. We expected this to be the case for females, given the results obtained by Bashaw *et al.* (2007) that showed long-lasting bonds between adult females; we also expected adult males to avoid each other rather than associate preferentially since they are considered to be solitary (Dagg & Foster, 1976 ; Le Pendu, Ciofolo et Gosser, 2000). However, in our study, even though there are some strong associations within females, the majority associates randomly (HWIG=1) or avoid each other. The fact that females tend to avoid each other or associate randomly is surprising; that females with yearlings avoid each other in both networks is even more striking. In many ungulate species, the contrary is observed as females with yearlings usually associate more due to similar needs and constraints but also to reduce the risk of predation on newborns (Godde, 2011; Ruckstuhl & Neuhaus, 2002). A former study on foraging preferences in

Niger's giraffe population showed that lactating females had a preference for a certain type of habitat different from the one preferred by other giraffes (Caister et al. 2003). In fact lactating females are mostly seen in open habitats where the browse is poorer in proteins, fats and moisture. The authors suggested that females with yearlings choose these poorer habitats because they are more suitable for raising young: firstly, open habitats minimize predation risk; secondly, the vegetation contains less tannin (a compound which seems to be avoided by lactating females). One could expect females with young to gather in the same habitat and therefore to be highly associated, but the giraffe zone in Niger is highly fragmented with small patches of vegetation distributed across the area (Nouhou, 2005). Therefore, it is possible that lactating females compete for these limited habitats and thus avoid each other while non-lactating females and males share the more favorable habitats and so associate more together.

In fact, we found evidence of strong association preferences between adult males which could be explained by the difference in habitat selection. Another hypothesis is that males form stable associations with other males to minimize costs related to sparring with unfamiliar individuals (for an example in male African elephants see Chiyo *et al.*, 2011). Yet giraffes rarely show aggression except when many males want to gain access to a female in oestrus. In some species male-male alliances are formed to defend these females (Parsons *et al.*, 2003), which can explain the preferred associations observed in our networks. However in giraffes such alliances have never been recorded to our knowledge. Thus it seems improbable that this hypothesis explains the preferred associations in males. Males may prefer to associate with males related to them since associating with kin yields greater fitness benefits than associating with non-kin (Archie, Moss & Alberts, 2006). For instance, Chiyo et al. (2011) found that associations between male elephants were weak but were correlated to their genetic relatedness. Another study showed that in Asian elephants, males who share an area are more genetically similar than what could be expected by chance (Vidya & Sukumar, 2005). Unfortunately we do not have male relatedness data to verify if genetic relatedness is correlated with association strengths in the West African giraffe population.

The comparison of the global characteristics of both social networks (1996-1998 and 2006-2009) shows that social structure does not change much over time despite the

demographic increase and the reduction in available habitat. Rubenstein *et al.* (2007) noticed more social fragmentation in an increasing population of wild asses (a common phenomenon in ungulates). They suggested that a diminution in the number of associates and in cliquishness as well as an increase in the number of sub-groups could be adaptive responses to widening populations. In our study, there was a decrease in the mean association indices and standard deviations, which dropped from 0.908 (SD=0.075) to 0.862 (SD=0.045); this could be due to fewer or weaker associations. Given the greater population size, more data might be needed in order to observe more associations in the population. There was also a slight decrease in the mean clustering coefficient for the 2006-2009 network and an increase in the average path length, indicating that individuals in the population are less connected. In fact it seems that despite ecological changes the general social structure remains sensibly the same.

1.5.2 Changes of social structure between periods

There were some differences observed in social structure between the two time periods. We looked at the effect that age classes had on association strengths within this population and found a relation in the 1997 network, which was only significant within females; females associated more between age classes (adults with young). Thus this relation seemed to be caused by strong mother-offspring associations. In the 2006-2009 network, age class did not influence associations. The fact that we did not have the precise ages and had to group individuals into different classes might have masked the effect of age. Yet this could also be due to different ecological pressures between both time periods.

Bashaw *et al.* (2007) examined associations in a captive herd and found non-random associations between female giraffes that were maintained through time. These captive adult female giraffes had strong bonds with their daughters, bonds which went well beyond the mother-offspring relations of necessity in the first months of a young's life. In fact mother-daughter pairs remained strongly associated even when daughters reached adulthood. Unfortunately we did not have enough relatedness data to see whether lasting bonds are found in our wild population. We did however note a positive correlation between relatedness

and association indices, indicating that kinship could play an important role in shaping the social network of this free-roaming giraffe population. This relation seemed weaker in the 2006-2009 network, as related individuals associate less than in the 1996-1998 network.

A release in predation pressure could explain the weaker mother-young bond. Predation is known to play a role in the grouping behavior of many species (Krause & Ruxton, 2002). Given their large body size, giraffes do not have many natural predators with the exception of lions. The most vulnerable individuals to predation are typically youngsters. This is why the formation of crèches observed in certain populations is considered to be an adaptation to the predation pressure (Dagg & Foster, 1976 ; Leuthold, 1979; Van Der Jeugd & Prins, 2000). However, lions disappeared a long time ago from the giraffe zone of Niger (Ciofolo, 1995). It is therefore possible that crèches are no longer needed in this population to protect the young. Besides lions, humans are the most important predators of giraffes. One could argue that predation pressure was maintained by hunting, but hunting giraffes has been illegal since the 1970s in Niger. Nonetheless poaching events were frequent until the mid 90s. Because the release in hunting pressure was still recent in the 1996-1998 network, a strong mother-offspring bond may have still been essential. Thus, it is possible that nowadays crèches and strong mother-young bonds are no longer needed to protect the young West African giraffes.

Another ecological explanation is population density. As mentioned before, the giraffe population has been constantly increasing since the mid-90s despite its habitat decrease and fragmentation: it has grown from less than 60 individuals (1996-1998) to over 200 (2006-2009). Albon *et al.* (1992) showed that as population density increases, associations between relatives decrease. This could explain why the mother-offspring bond was weaker in the 2006-2009 network.

1.5.3 Stability of social roles

Finally we looked at individual characteristics in both networks to see if some giraffes were more central than others and if this position changed over time. Individual centrality measures indicate no key individuals or specific classes of individuals within this population.

Females and males did not differ in their values for any characteristics. In fact we found very low variation in centrality measures in both networks. Giraffes are non-territorial and generally non-aggressive animals (with the exception of sparing between males). No hierarchy has ever been observed in a giraffe population. This type of system may not favor central individuals. It is believed that in a distributive decision-making system — therefore in social groups without prominent central individuals — selection will favor low centrality at the group level (Hock, Ng & Fefferman, 2010). Furthermore, in this very fluid fission-fusion system, no individual can constantly occupy a central position in the network.

Even if no individual occupies a central position in the network, we tested if individual characteristics are repeatable; should this be true, an individual's position in one network (1996-1998) should determine his position in another network (2006-2009). We found no repeatability in individual characteristics. The only correlation found was for both affinity measures, and the correlation was negative. This indicates that in general, an individual with a high affinity in the first network has a low affinity value in the second network and vice-versa. Since individual metrics change through time even if the social structure remains constant, they cannot be used as a personality trait to measure the sociability of individuals. Madden *et al.* (2011) suggested that an individual's position in a network may depend on the type of behavior studied (based on direct interactions and not only co-occurrence observations) as well as the group. Therefore, trying to assess an individual's position in a network based on co-occurrence is neither ideal nor representative.

In conclusion, this study shows that contrary to what was originally believed the associations in the wild population of West African giraffes are not random. Even though the ecological conditions differed between the two study periods, the social structure remained sensibly the same. Associations among individuals of the same sex were greater than associations between different genders. Females with yearlings avoided each other in both networks while males showed association preferences. This study also suggests that one must be careful when using social networks to characterize individual in fission-fusion species as these metrics change with time.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Notre étude avait trois objectifs précis : en premier lieu, vérifier à l'aide d'une analyse des réseaux sociaux si les dernières girafes sauvages d'Afrique de l'Ouest (au Niger), *Giraffa camelopardalis peralta*, s'associent de façon aléatoire ; en deuxième lieu, déterminer quels facteurs influencent les associations si ces dernières ne sont pas aléatoires ; en troisième lieu, examiner si l'augmentation de densité de la population et la diminution de l'habitat ont une incidence sur la structure sociale ; et, finalement, voir si les caractéristiques individuelles sont constantes dans le temps pour un individu donné. Nous nous sommes basés sur les données de deux réseaux sociaux relatifs à des périodes bien distinctes pour réaliser notre étude. Une période couvrait les années 1996 à 1998, et l'autre, les années 2006 à 2009.

Dans les deux réseaux, nous avons constaté que les associations des girafes n'étaient pas aléatoires, et ce, malgré le système de fission-fusion très fluide. En effet, la variation des indices d'association est plus élevée que celle des réseaux aléatoires, ce qui indique que certains individus s'associent plus ou s'évitent plus que ce qui serait observé si les associations étaient dues au hasard. De plus, les patrons temporels montrent que ces associations se maintiennent dans le temps, ce qui est un aspect primordial de la structure sociale (Hinde, 1976). Pourtant, la majorité des études effectuées sur les girafes indiquent que leur structure sociale est aléatoire (Dagg et Foster, 1976 ; Le Pendu, Ciofalo et Gosser, 2000 ; Van Der Jeugd et Prins, 2000), avec quelques exceptions suggérant que cette dernière est plus complexe qu'on ne le pense (Tarou, Bashaw et Maple, 2000; Bashaw *et al.*, 2007). L'utilisation d'une nouvelle méthodologie nous a permis de déceler des subtilités dans la structure sociale de ces ongulés, subtilités qui échappaient peut-être aux autres méthodes. En effet, en se basant sur des associations interindividuelles, l'approche des réseaux permet d'analyser des patrons sociaux globaux et de caractériser la structure sociale, tant au niveau de la population qu'au niveau des individus (Krause, Croft et James, 2007).

Ce qui caractérise notre étude et explique peut-être que nous soyons arrivés à une conclusion différente de celle qui est généralement admise est notre utilisation d'un nouvel indice pour quantifier la force d'association des individus : le HWIG (*Half-Weight Index correcting for gregariousness*), qui, comme son nom l'indique, permet de contrôler les

différences de gréganisme entre les individus (Godde, 2011). Ces différences peuvent affecter les mesures d'association. En effet, si deux individus sont très grégaires, ils ont de bonnes chances d'avoir un indice d'association très élevé ; or, ce dernier ne sous-tend pas des préférences d'associations réelles : il renvoie plutôt au fait que les individus en question se tiennent souvent avec beaucoup d'autres individus (Whitehead, 2008a). Tenir compte du gréganisme permet donc d'établir une meilleure comparaison et d'interpréter les résultats de façon plus représentative.

Cette étude montre que le sexe des individus influence leur force d'association, et que les associations sont plus fortes entre individus de même sexe. Cette tendance est plus marquée chez les individus du deuxième réseau, soit celui des années 2006 à 2009. Bashaw et al. (2007) ont trouvé que des girafes femelles maintenues en captivité formaient entre elles de fortes associations qui se maintenaient dans le temps. Cependant, dans nos réseaux, la majorité des femelles ont tendance à s'éviter ou à s'associer de façon aléatoire, même si certaines associations fortes existent. Contrairement à toute attente, ce sont les mâles qui se regroupent le plus entre eux, et ce, dans les deux réseaux. Quoique les résultats d'études menées sur la structure sociale des girafes divergent, un aspect reste le même : les mâles adultes sont des individus majoritairement solitaires (Dagg et Foster, 1976; Le Pendu, Ciofolo et Gosser, 2000; Bercovitch, Bashaw et Del Castillo, 2006; Bashaw *et al.*, 2007). Toutefois, notre étude indique que les mâles adultes peuvent entretenir des relations préférentielles, même si les raisons qui ont poussé ces préférences restent à découvrir.

Des changements des conditions écologiques — que ce soit des différences sur le plan du risque de prédation (Kelley *et al.*, 2011) ou sur le plan de la productivité du milieu (Lusseau *et al.*, 2003), ou encore une augmentation de la densité de population (Rubenstein *et al.*, 2007) — influencent la structure sociale de populations animales. Toutefois, après avoir comparé les deux réseaux des girafes, nous avons constaté que leur structure sociale restait similaire, même si leur population avait augmenté, et leur habitat, diminué. Les caractéristiques globales des deux réseaux sont très similaires. Il semble que les girafes se soient adaptées à ces conditions et aient maintenu en place leur structure sociale. Dans les deux cas, ce sont le sexe des individus et le statut reproducteur des femelles qui jouent un rôle dans l'établissement des diverses associations. Cependant, nous avons aussi noté un lien

entre l'accroissement de la population du deuxième réseau et la réduction du nombre d'associations des individus apparentés. Ce n'est pas la première fois que l'on observe une telle situation. Une étude réalisée auprès des cerfs (Albon *et al.*, 1992) va dans le même sens. Il serait intéressant que des études ultérieures fondées sur un plus grand nombre de données aient recours à des analyses génétiques et tiennent compte de l'apparentement pour déterminer si le patron se répète.

Dans chacun des réseaux, nous avons aussi regardé si un individu jouait un rôle central au sein du groupe. Nous avons constaté que les caractéristiques individuelles (la force moyenne des associations d'un individu, l'affinité, la centralité du vecteur propre, ou *eigenvector centrality*) variaient très peu entre les individus d'un même réseau ainsi qu'entre les deux réseaux. Cela indique qu'aucun individu n'occupe de place centrale, et il n'y a pas de différences entre les mâles et les femelles sur ce plan, ce qui est surprenant. Par ailleurs, étant donné que les girafes du Niger vivent dans un système fluide et effectuent des migrations, et que la taille des groupes varie selon la saison, il serait intéressant de vérifier s'il y a des changements au sein des groupes au cours d'une même année. Pour l'instant, nous n'avons pas encore assez de données pour effectuer une telle analyse.

Limites de l'étude

Nos réseaux ont été construits à partir de données d'appartenance à un même groupe : on considèrerait comme appartenant à un groupe les individus qui se trouvaient à un kilomètre tout au plus l'un de l'autre. Si cette méthode est pratique sur le terrain, elle ne constitue pas nécessairement la méthode de collecte de données la plus informative. En effet, les girafes sont très grandes et peuvent percevoir leurs congénères de très loin, et elles communiquent entre elles par des infrasons capables de parcourir de grandes distances (von Muggenthaler *et al.*, 1999). Or, il est fort probable que notre définition ne soit pas vraiment représentative d'un vrai groupe. En utilisant des données d'observation d'interactions directes ou de proximité entre individus (*nearest-neighbour* par exemple), nous pourrions obtenir des résultats différents ou plus précis.

Une autre limite de notre étude est le fait que nous ayons dû regrouper plusieurs années d'observation, faute de données nécessaires pour construire des réseaux annuels. En procédant ainsi, peut-être avons-nous été incapables de déceler des facteurs ayant une incidence sur la structure sociale au sein d'une même année. Nous ne possédions assez d'observations pour étudier les effets du statut reproducteur et des classes d'âge sur les associations au sein d'une seule année que pour 1997 et pour 2008 ; or, il est possible que, d'année en année, les effets d'un facteur varient. De plus, la taille d'un groupe ainsi que le domaine vital des girafes changent entre la saison sèche et la saison des pluies. Il aurait été intéressant de voir si ces facteurs affectent le réseau social. Nous avons essayé de voir si c'était le cas et nous n'avons rien trouvé (résultats pas présentés), mais il se peut qu'il nous manquait tout simplement des données.

Par ailleurs, il est possible que la déforestation et la désertification influent sur la structure sociale ; malheureusement, nous ne pouvions quantifier ces facteurs, d'autant plus que la déforestation s'effectue illégalement.

Finalement, une des plus grandes limites de ce projet est le fait que nous n'ayons pu retourner sur le terrain pour récolter davantage de données conformément à notre projet initial. En effet, en 2008, quelques mois avant notre départ, des diplomates canadiens ont été enlevés au Niger. Le service des relations internationales de l'UQAM a donc refusé d'envoyer des étudiants là-bas. Une fois les choses rétablies, il y a eu le coup d'État de 2009. Étant donné que nous ne pouvions plus nous rendre sur place, nous avons négocié avec des chercheurs français et obtenu leurs données. Notre projet original a donc été modifié.

Perspectives d'avenir

Certaines données nous auraient permis de vérifier quelques hypothèses de plus ou, tout au moins, d'approfondir nos analyses. Par exemple, l'âge des individus pourrait influencer les associations. Comme nous ne disposions pas de cette information — du moins, pas pour toutes les girafes —, nous avons regroupé les individus en deux classes, soit les adultes et les juvéniles. Or, des recherches indiquent que le comportement social des vieux individus

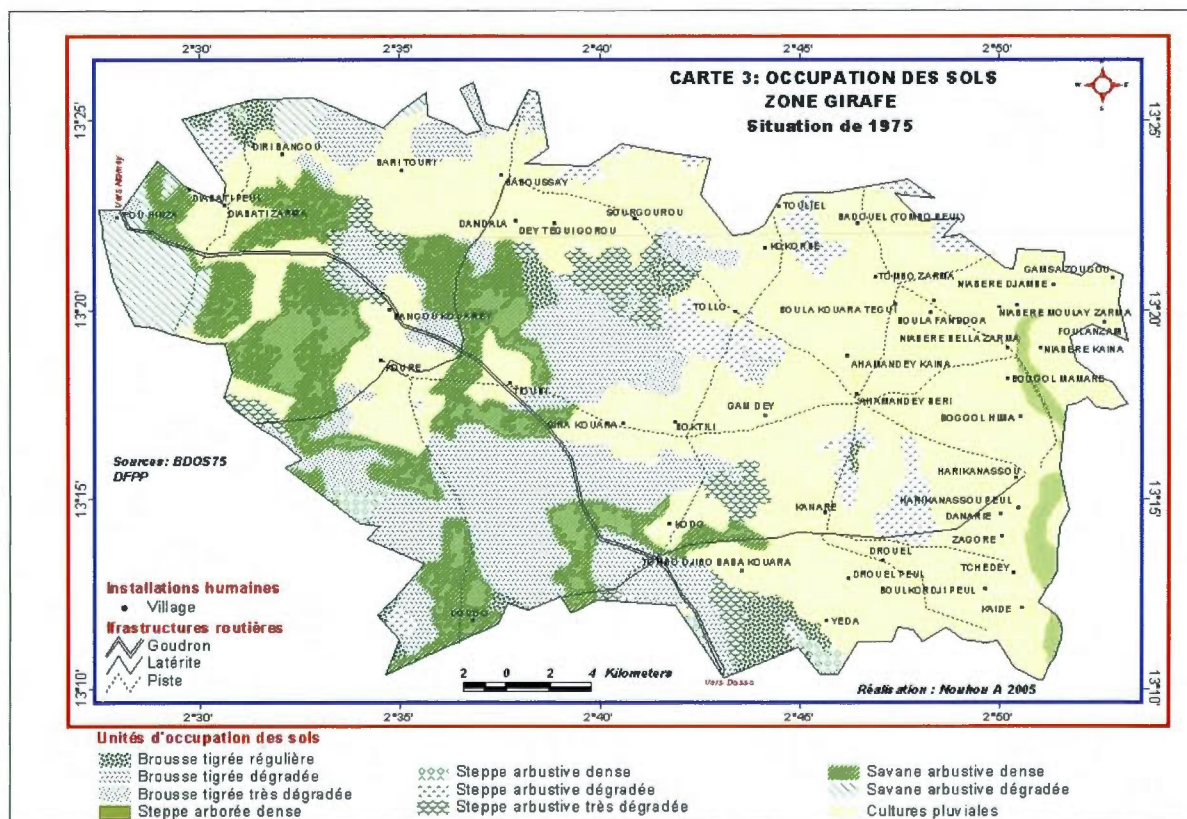
(ayant plus de 10 ans) diffère de celui des adultes (individus ayant plus de 4 ans). Ce serait une piste intéressante à creuser à l'avenir.

Il serait aussi très intéressant de mettre en relation les forces d'association et l'apparement des individus (particulièrement chez les mâles) à l'aide d'analyses génétiques. En effet, l'apparement influence énormément la structure sociale de différentes espèces (Parson *et al.*, 2003; Archie *et al.*, 2006; Gero *et al.*, 2008; Wolf et Trillmich, 2008), et nous pensons qu'il peut jouer un rôle important dans la structure sociale des girafes.

En conclusion, notre étude montre que, malgré les changements de sa population et de son habitat, la structure sociale de la girafe du Niger n'est pas aléatoire et reste stable. Nous avons aussi pu cerner certains facteurs qui ont une incidence sur cette structure. Cependant, nous ne sommes pas encore en mesure d'expliquer tous les patrons que nous avons observés.

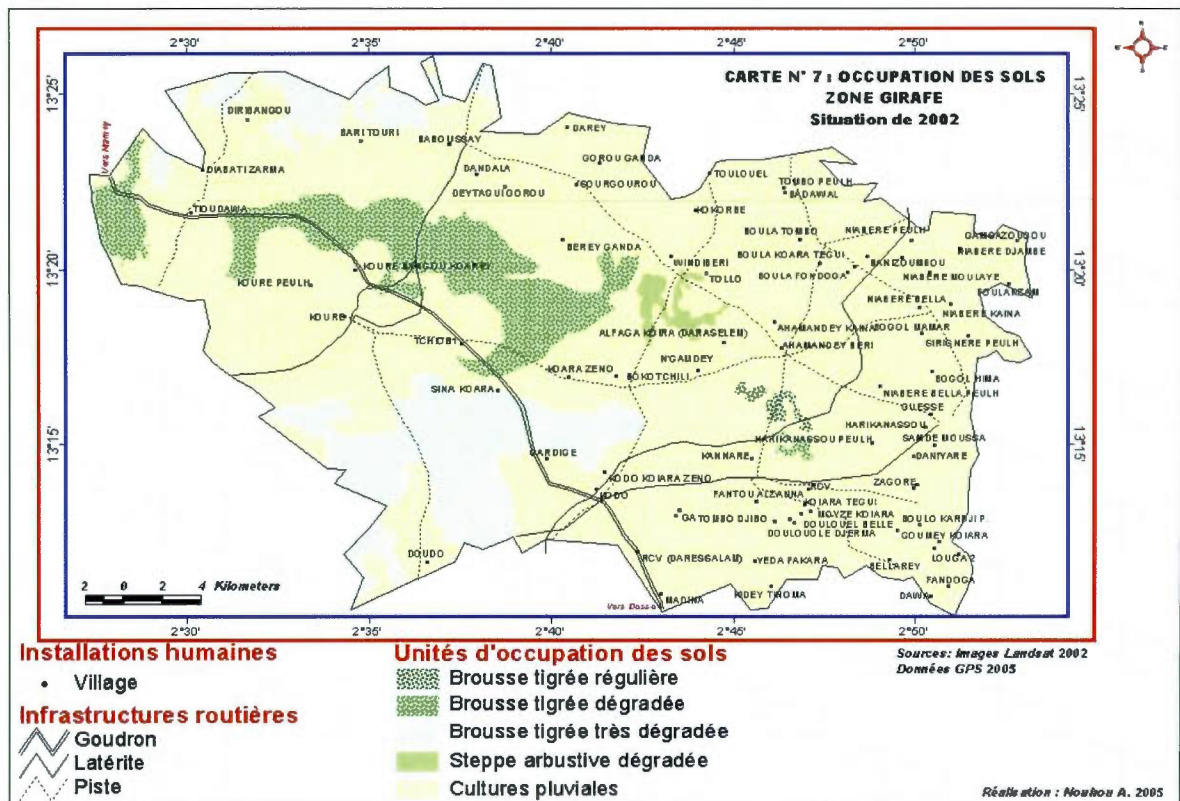
APPENDICE A

Carte de végétation de la zone girafe en 1975, tirée de Nouhou 2005



APPENDICE B

Carte de végétation de la zone girafe en 2002, tirée de Nouhou 2005



BIBLIOGRAPHIE

- Albon, S. D., H. J. Staines, F. E. Guinness et T. H. Clutton-Brock. 1992. «Density-dependent changes in the spacing behaviour of female kin in red deer». *Journal of Animal Ecology*, **61**, p. 131-137.
- Altmann, J., S. C. Alberts, S. A. Haines, J. Dubach, P. Muruthi, T. Coote, E. Geffen, D. J. Cheesman, R. S. Mututua, S. N. Saiyalel, R. K. Wayne, R. C. Lacy et M. W. Bruford. 1996. «Behavior predicts genetic structure in a wild primate group». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **93**, p. 5797-5801.
- Archie, E. A., C. J. Moss et S. C. Alberts. 2006. «The ties that bind: genetic relatedness predicts the fission and fusion of social groups in wild African elephants». *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **273**, p. 513-522.
- Baird, R. W., et L. M. Dill. 1996. «Ecological and social determinants of group size in transient killer whales». *Behavioral Ecology*, **7**, p. 408-416.
- Bashaw, M. J., M. A. Bloomsmith, T. L. Maple et F. B. Bercovitch. 2007. «The structure of social relationships among captive female giraffe (*Giraffa camelopardalis*) ». *Journal of Comparative Psychology*, **121**, p. 46-53.
- Bejder, B., D. Fletcher et S. Brager. 1998. «A method for testing association patterns of social animals». *Animal Behaviour*, **56**, p. 719-725.
- Bercovitch, F. B., M. J. Bashaw et S. M. del Castillo. 2006. «Sociosexual behavior, male mating tactics, and the reproductive cycle of giraffe, *Giraffa camelopardalis*. *Hormones and Behavior*, **50**, p. 314-321.
- Brown, D. M., R. A. Brenneman, K.-P. Koepfli, J.P. Pollinger, B. Milá, N. J. Georgiadis, E. E. Louis Jr., G. F. Grether, D. K. Jacobs et R. K. Wayne. 2007. «Extensive population genetic structure in the giraffe». *BMC Biology*, **5**, 57.
- Cairns, S. J., et S. J. Schwager. 1987. «A comparaison of association indices». *Animal Behaviour*, **35**, p. 1454-1469.
- Caister, L. E., W. M. Shields, et A. Gosser. 2003. «Female tannin avoidance: a possible explanation for habitat and dietary segregation of giraffes (*Giraffa camelopardalis peralta*) in Niger». *African Journal of Ecology*, **41**, p. 201-210.
- Carrete, M., et J. L. Tella. 2010. «Individual consistency in flight initiation distances in burrowing owls: a new hypothesis on disturbance-induced habitat selection». *Biology Letters*, **6**, p. 167-170.

- Chiyo, P. I., E. A. Archie, J. A. Hollister-Smith, P. C. Lee, J. H. Poole, C. J. Moss et S. C. Alberts. 2011. «Association patterns of African elephants in all-male groups: the role of age and genetic relatedness». *Animal Behaviour*, **81**, p. 1093-1099.
- Ciofolo, I. 1995. «West Africa's last giraffes: the conflict between development and conservation». *Journal of Tropical Ecology*, **11**, p. 577-588.
- Corner, L. A. L., D. U. Pfeiffer et R. S. Morris. 2003. «Social-network analysis of *Mycobacterium bovis* transmission among captive brushtail possums (*Trichosurus vulpecula*) ». *Preventive Veterinary Medicine*, **59**, p. 147-167.
- Croft, D., J. Krause et R. James. 2004. «Social networks in the guppy (*Poecilia reticulata*)». *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **271**, p. 516-519.
- Croft, D., R. James, A. J. W. Ward, M. S. Botham, D. Mawdsley et J. Krause. 2005. «Assortative interactions and social networks in fish». *Oecologia*, **143**, p. 211-219.
- Croft, D., R. James, P. Thomas, C. Hathaway, D. Mawdsley, K. Laland et J. Krause. 2006. «Social structure and co-operative interactions in a wild population of guppies (*Poecilia reticulata*) ». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **59**, p. 644-650.
- Croft, D., R. James et J. Krause. 2008. *Exploring animal social networks*. Princeton: Princeton University Press. 192 p.
- Croft, D., J. Krause, S. K. Darden, I. W. Rammarine, J. J. Faria et R. James. 2009. «Behavioural trait assortment in social network: Patterns and implications». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, p. 1495-1503.
- Cross, P. C., J. O. Lloyd-Smith, J. A. Bowers, C. T. Hay, M. Hofmeyr et W. M. Getz. 2004. «Integrating association data and disease dynamics in a social ungulate: Bovine tuberculosis in African buffalo in the Kruger National Park». *Annales Zoologici Fennici*, **41**, p. 879-892.
- Dagg, A. I., et J. B. Foster. (1976). *The giraffe: Its biology, behavior and ecology*. New York: Van Nostrand and Reinhold. 210 p.
- Danchin, E., L.-A. Giraldeau et F. Cézilly. 2005. *Écologie comportementale*. Paris : Dunod. 664 p.
- Drewe, J. A., J. R. Madden et G. P. Pearce. 2009. «The social network structure of wild meerkat population: 1. Inter-group interactions». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, p. 1295-1306.
- Flack, J. C., M. Girvan, F. B. M. de Waal et D. C. Krakauer. 2006. «Policing stabilizes construction of social niches in primates». *Nature*, **439**, p. 426-429.

- Freeman, L. C. 1979. «Centrality in social networks: Conceptual clarification». *Social Networks*, **1**, p. 215-239.
- Freeman, L. C. 1977. «A set of measures of centrality based upon betweenness». *Sociometry*, **40**, p. 35-41.
- Gero, S., D. Engelhaupt et H. Whitehead. 2008. «Heterogeneous social association within a sperm whale, *Physeter macrocephalus*, unit reflect pairwise relatedness». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, p. 143-151.
- Ginnett, T. F., et M. W. Demment. 1999. « Sexual segregation by Masai giraffes at two spatial scales». *African Journal of Ecology*, **37**, p. 93-106.
- Ginsberg, J. R., et T. P. Young. 1992. «Measuring association between individuals or groups in behavioural studies». *Animal Behaviour*, **44**, p. 377-379.
- Godde, S. 2011. «Étude des facteurs influençant la structure sociale des femelles d'une population naturelle de chèvres de montagne (*Oreamnos americanus*) ». Mémoire de Maîtrise, Montréal, Université du Québec à Montréal, 68 p.
- Gowans, S., H. Whitehead et S. K. Hooker. 2001. «Social organization in northern bottlenose whales, *Hyperoodon ampullatus*: Not driven by deep-water foraging? ». *Animal Behaviour*, **62**, p. 369-377.
- Hill, D. A. 1990. «Social relationships between adult male and female rhesus macaques: II. Non-sexual affiliative behaviour». *Primates*, **31**, p. 33-50.
- Hill, D. A., et P. C. Lee. 1998. «Predation risk as an influence on group size in cercopithecoid primates: implications for social structure». *Journal of Zoology*, **245**, p. 447-456.
- Hinde, R. A. 1976. «Interactions, relationships and social structure». *Man*, **11**, p.1-17.
- Hock, K., K. L. Ng et N. H. Fefferman. 2010. «Systems approach to studying animal sociality: Individual position versus group organization in dynamic social network models». *PLoS ONE*, **5**: e15789. doi:10.1371/journal.pone.0015789
- Jarman, P. J. 1974. «The social organisation of antelope in relation to their ecology». *Behaviour*, **48**, p. 215-267.
- Kappeler, P. M., et C. P. van Schaik. 2002. «Evolution of primate social systems». *International Journal of Primatology*, **23**, p. 707- 740.
- Kelley, J. L., L. J. Morrell, I. Inskip, J. Krause et D. P. Croft. 2011. «Predation risk shapes social networks in fission-fusion populations». *PLoS ONE*, **6**, e24280.

- Krause, J., et G. Ruxton. 2002. *Living in groups*. New York: Oxford University Press. 210 p.
- Krause, J., D. P. Croft et R. James. 2007. «Social network theory in the behavioural sciences: Potential applications». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**, p. 15–27.
- Krause, J., R. James et D. P. Croft. 2010. «Personality in the context of social networks». *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **365**, p. 4099-4106.
- Le Pendu, Y., et I. Ciofolo. 1999. «Seasonal movements of giraffes in Niger». *Journal of Tropical Ecology*, **15**, p. 341-353.
- Le Pendu, Y., I. Ciofolo et A. Gosser. 2000. «The social organization of giraffes in Niger». *African Journal of Ecology*, **38**, p. 78-85.
- Leroy, R., M.-C. Visscher, O. Halidou et A. Boureima. 2009. «The last African white giraffes live in farmers' fields». *Biodiversity and Conservation*, **18**, p. 2663-2677.
- Leu, S. T., J. Bashford, P. M. Kappeler et C. M. Bull. 2010. «Association networks reveal social organization in the sleepy lizard». *Animal Behaviour*, **79**, p. 217-225.
- Leuhtold, B. M. 1979. «Social organization and behaviour of giraffe (*Giraffa camelopardalis*) in Tsavo East National Park, Kenya». *African Journal of Ecology*, **17**, p. 19-34.
- Lusseau, D. 2007. «Evidence for social role in a dolphin social network». *Evolutionary Ecology*, **21**, p. 357-366.
- Lusseau, D., K. Schneider, O. J. Boisseau, P. Haase, E. Slooten et S. M. Dawson. 2003. «The bottlenose dolphin community of Doubtful Sound features a large proportion of long-lasting associations». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **54**, p. 396-405.
- Lusseau, D., et M. E. Newman. 2004. «Identifying the role that animals play in their social networks». *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **271 Suppl 6**, p. S477-481.
- Lusseau, D., H. Whitehead et S. Gero. 2008. «Incorporating uncertainty into the study of animal social networks». *Animal Behaviour*, **75**, p. 1809-1815.
- Madden, J. R., J. A. Drewe, G. P. Pearce et T. H. Clutton-Brock. 2011. «The social network structure of a wild meerkat population: 3. Position of individuals within networks». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, p. 1857-1871.
- Manly, B. F. 1995. «A note on the analysis of species co-occurrences». *Ecology*, **76**, p. 1109-1115.

- McComb, K., C. Moss, S. M. Durant, L. Baker et S. Sayialel. 2001. «Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants». *Science*, **292**, p. 491-494.
- McDonald, D. B. 2007. «Predicting fate from early connectivity in a social network». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, p. 10910-10914.
- Newman, M. E. J. 2002. «Assortative mixing in networks». *Physical Review Letters*, **89**, p. 2087011-2087014.
- Newman, M. E. J. 2003. «The structure and function of complex networks». *SIAM Review*, **45**, p. 167-256.
- Newman, M. E. J. 2004. «Analysis of weighted networks». *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, **70**, 056131
- Newman, M. E. J., et M. Girvan. 2004. «Finding and evaluating community structure in networks». *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, **69**, 026113.
- Nouhou, A. 2005. «Étude prospective des sites de formations contractées dans certaines zones de l'Ouest nigérien (Fandou et Tombo) dans la perspective de la décongestion de la zone de Kouré habitat actuel des girafes». Mémoire de DEA, Niamey, Niger, Université Abdou Moumouni, 98 p.
- Ohtsuki, H., C. Hauert, E. Lieberman et M. A. Nowak. 2006. «A simple rule for the evolution of cooperation on graphs and social networks». *Nature*, **441**, p. 502-505.
- Opsahl, T., F. Agneessens et J. Skvoretz. 2010. «Node centrality in weighted networks: Generalizing degree and shortest paths». *Social Networks*, **32**, p. 245-251.
- Parsons, K. M., J. W. Durban, D. E. Claridge, K. C. Balcomb, L. R. Noble et P. M. Thompson. 2003. «Kinship as a basis for alliance formation between male bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in the Bahamas». *Animal Behaviour*, **66**, p. 185-194.
- Pike, T. W., M. Samanta, J. Lindström et N. J. Royle. 2008. «Behavioural phenotype affects social interactions in an animal network». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275**, p. 2515-2520.
- Pratt, D. M., et V. H. Anderson. 1982. «Population, distribution, and behaviour of giraffe in the Arusha National Park, Tanzania». *Journal of Natural History*, **16**, p. 481-489.
- Pratt, D. M., et V. H. Anderson. 1985. «Giraffe social behaviour». *Journal of Natural History*, **19**, p. 771-781.

- Ramos-Fernández, G., D. Boyer, F. Aureli et L. G. Vick. 2009. «Association networks in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) ». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, p. 999-1013.
- Ramp, C., W. Hagen, P. Palsboll, M. Bérubé et R. Sears. 2010. «Age-related multi-year associations in female humpback whales (*Megaptera novaengliae*) ». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **64**, p. 1563-1576.
- Réale, D., S. M. Reader, D. Sol, P. T. McDougall et N. J. Dingemanse. 2007. «Integrating animal temperament within ecology and evolution». *Biological Reviews*, **82**, p. 291-318.
- Rubenstein, D. I., S. R. Sundaresan, I. Fischhoff et D. Saltz. 2007. «Social networks in wild asses: Comparing patterns and processes among populations». Dans In Stubbe, A., P. Kaczensky, R. Samjaa, K. Wesche, et M. Stubbe, editors, *Exploration into the biological resources of Mongolia*, vol. 10 Halle (Saale), Germany: Martin-Luther-University of Halle-Wittenberg.
- Ruckstuhl, K. E., et P. Neuhaus. 2002. «Sexual segregation in ungulates: A comparative test of three hypotheses». *Biological Reviews*, **77**, p. 77-96.
- Schnell, G.D., D. J. Watt et M. E. Douglas. 1985. «Statistical comparison of proximity matrices : Applications in animal behaviour ». *Animal Behaviour*, **33**, p. 239-253.
- Sih, A., S. F. Hanser et K. A. McHugh. 2009. «Social network theory: New insights and issues for behavioural ecologists». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, p. 975-988.
- Silk, J. B., S. C. Alberts et J. Altmann. 2003. «Social bonds of female baboons enhance infant survival». *Science*, **302**, p. 1231-1234.
- Smith, J. E., J. M. Kolowski, K. E. Graham, S. E. Dawes et K. E. Holekamp. 2008. «Social and ecological determinants of fission-fusion dynamics in the spotted hyaena». *Animal Behaviour*, **76**, p. 619-636.
- Sundaresan, S., I. Fischhoff, J. Dushoff et D. Rubenstein. 2007. «Network metrics reveal differences in social organization between two fission-fusion species, Grevy's zebra and onager». *Oecologia*, **151**, p. 140-149.
- Suraud, J.P. 2011. «Identifier les contraintes pour la conservation des dernières girafes de l'Afrique de l'Ouest : Déterminants de la dynamique de la population et patron d'occupation spatiale». Thèse de doctorat, Lyon. Université Claude Bernard, 278p.
- Suraud, J-P., et O. Dovi. 2006. «The giraffes of Niger are the last in all West Africa». *Giraffa: Newsletter of the International Giraffe Working Group (IGWG)*, **1**, p. 8-9.

- Sutherland, W. J. 1998. «The importance of behavioral studies in conservation biology». *Animal Behaviour*, **56**, p. 801-809.
- Tarou, L. R., M. J. Bashaw et T. L. Maple. 2000. «Social attachment in giraffe: Response to social separation». *Zoo Biology*, **19**, p. 41-51.
- UICN, Union Internationale pour la Conservation de la Nature -. 2008. «Liste Rouge des espèces menacées». En ligne. <<http://www.iucnredlist.org/>>.
- Van Der Jeugd, H. P., et H. H. T. Prins. 2000. «Movements and group structure of giraffe (*Giraffa camelopardalis*) in Lake Manyara National Park, Tanzania». *Journal of Zoology*, **251**, p. 15-21.
- Vance, E. A., Archie, E. A. et Moss, C. J. 2008. «Social networks in African elephants». *Computational and Mathematical Organization Theory*, p. 1-21.
- Vidya, T.N.C., et R. Sukumar. 2005. «Social organization of the Asian elephant (*Elephas maximus*) in southern India inferred from microsatellite DNA». *Journal of Ethology*, **23**, p. 205-210.
- von Muggenthaler, E., C. Baes, D. Hill, R. Fulk, A. Lee. 1999. «Infrasound and low frequency vocalizations from the giraffe; Helmholtz resonance in biology. » Proceedings of Riverbanks Consortium on biology and behavior.
- Wasserman, S., et K. Faust. 1994. *Social network analysis*. Cambridge: Cambridge University Press. 825 p.
- Wey, T., D. T. Blumstein, W. Shen et F. Jordán. 2008. «Social network analysis of animal behaviour: A promising tool for the study of sociality». *Animal Behaviour*, **75**, p. 333-344.
- Whitehead, H. 1995. «Investigating structure and temporal scale in social organizations using identified individuals». *Behavioral Ecology*, **6**, p. 199-208.
- Whitehead, H. 1997. «Analysing animal social structure». *Animal Behaviour*, **53**, p. 1053-1067.
- Whitehead, H. 1999. «Testing association patterns of social animals». *Animal Behaviour*, **57**, p. F26-F29.
- Whitehead, H. 2007. «Selection of models of lagged identification rates and lagged association rates using AIC and QAIC». *Communications in Statistics- Simulation and Computation*, **36**, p. 1233-1246.
- Whitehead, H. 2008a. *Analyzing animal societies: Quantitative methods for vertebrate social analysis*. Chicago: Chicago University Press. 336 p.

- Whitehead, H. 2008b. «Precision and power in the analysis of social structure using associations». *Animal Behaviour*, **75**, p. 1093-1099.
- Whitehead, H. 2009. «SOCPROG programs : Analysing animal social structures». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, p. 765-778.
- Whitehead, H., L. Bejder et C. A. Ottensmeyer. 2005. «Testing association patterns: Issues arising and extensions». *Animal Behaviour*, **69**, p. e1-e6.
- Whitehead, H. et S. Dufault. 1999. «Techniques for analyzing vertebrate social structure using identified individuals: Review and recommendations». *Advances in the Study of Behavior*, **28**, p. 33-74.
- Williams, R., et D. Lusseau. 2006. «A killer whale social network is vulnerable to targeted removals». *Biology Letters*, **2**, p. 497-500.
- Wittemyer, G., I. Douglas-Hamilton et W. M. Getz. 2005. «The socioecology of elephants: Analysis of the processes creating multitiered social structures». *Animal Behaviour*, **69**, p. 1357-1371.
- Wittenberger, J. F. 1981. *Animal social behavior*. Belmont: Duxbury Press. 722 p.
- Wolf, J. B. W., et F. Trillmich. 2008. « Kin in space: Social viscosity in a spatially and genetically substructured network». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275**, p. 2063-2069.
- Wolf, J. B.W., D. Mawdsley, F. Trillmich et R. James. 2007. «Social structure in a colonial mammal: Unravelling hidden structural layers and their foundations by network analysis». *Animal Behaviour*, **74**, p. 1293-1302.
- Young, T. P., et L. A. Isbell. 1991. «Sex differences in giraffe feeding ecology: Energetic and social constraints». *Ethology*, **87**, p. 79-89.